

ТРУДЫ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО
ИНСТИТУТА

ТОМ XX

ПАМЯТИ
академика
А.А.БОРИСЯКА



A. J. Jones

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

ТОМ XX

П А М Я Т И

академика

А. А. Б О Р И С Я К А



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1949 ЛЕНИНГРАД

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР
Д. В. ОБРУЧЕВ

РЕДАКТОР ТОМА
Т. Г. САРЫЧЕВА

О Т Р Е Д А К Ц И И

25 февраля 1944 г. скончался основатель и первый директор Палеонтологического института Академии Наук СССР, академик Алексей Алексеевич Борисяк. Вся его жизнь была последовательной борьбой за дарвинизм в палеонтологии. Став убежденным марксистом уже на школьной скамье, он и дарвинизм воспринял и отстаивал с позиций марксизма. Воспитанный на идеях Тимирязева, ученик Карпинского, продолжатель дела Вл. Ковалевского, он настойчиво строил советскую эволюционную палеонтологию, завершив многолетнюю работу в этом направлении организацией специального Института.

Своим ученикам он завещал изучать ископаемые не как безжизненные окаменелости, а как остатки живых организмов, во всей сложности их взаимоотношений с окружающей средой, и только на этой основе восстанавливать их эволюционное развитие, их «конкретные филогенезы». В своих работах он давал примеры палеоэкологического и филогенетического анализа ископаемого материала. Как у Вл. Ковалевского, каждая фасетка костей конечностей млекопитающих получала свой смысл в работах А. А. Борисяка и укладывалась в общую стройную картину.

Постоянно подчеркивая, что палеонтология по своему содержанию является биологической наукой, А. А. Борисяк не отрывался, однако, от практических нужд геологии, обслуживать которую эволюционная палеонтология, с ее более глубоким и детальным анализом последовательно сменяющихся ископаемых фаун, может лучше, чем устаревший метод формального иконографического описания.

Предлагаемый сборник составлен в основном из докладов на сессиях Ученого Совета Института, устраиваемых ежегодно в годовщину смерти А. А. Борисяка; он не содержит статей описательного или стратиграфического характера, а только работы более общие, представляющие эволюционные выводы из обработки конкретного ископаемого материала или освещающие отдельные вопросы эволюционной палеонтологии.

Выпускаемый к пятилетию со дня смерти Алексея Алексеевича сборник должен показать, что Институт продолжает идти по тому пути, который был проложен его основателем, — по пути эволюционной палеонтологии.

«Палеонтология, таким образом, создана эволюционным учением. Она неотделима от эволюционного учения, но и последнее неотделимо от палеонтологии...»

А. А. Борисяк. Палеонтология и дарвинизм. 1940.*

Р. Ф. ГЕККЕР

АЛЕКСЕЙ АЛЕКСЕЕВИЧ БОРИСЯК

(22.VII.1872 г. — 25.II.1944 г.)

Алексей Алексеевич Борисяк родился в семье межевого инженера. Его отец, Алексей Никифорович, служил на постройках железных дорог, дед, Никифор Дмитриевич, был профессором геологии в Харьковском университете. Мать, Анна Александровна, урожденная Ползикова, была человеком очень музыкальным. Одаренными музыкально и с серьезными интересами были и все ее три сына, из которых Алексей был старшим.

В связи с характером работы А. Н. Борисяка, его семья через каждые 2—3 года меняла место своего жительства. После г. Ромны (места рождения Алексея) она проживала в Сумах, Кременчуге, Петербурге, Кобрине и Брест-Литовске, где А. А. Борисяк поступил в 1883 г. в классическую прогимназию, а затем переехала в Самару.

По окончании с золотой медалью в 1891 г. самарской гимназии А. А. Борисяк переехал в Петербург и поступил на естественное отделение университета, однако в конце того же учебного года перевелся в Горный институт, где сдал экзамены вместе с 1-м курсом. Можно думать, что этот переход был совершен под влиянием отца-инженера и в память деда-геолога.

В 1896 г. Алексей Алексеевич окончил Горный институт с занесением на золотую доску. Вместо того, чтобы сразу же всецело окунуться в работу в области горного дела, геологической разведки или геологических изысканий, горный инженер Борисяк пошел доучиваться в университет. Здесь он в 1897—1898 гг. прослушал курс зоологии у проф. В. Т. Шелякова и прошел большой практикум у М. Н. Римского-Корсакова.

Двойное — геологическое и зоологическое — образование определило на всю жизнь содержание, широту и — при больших личных способностях — глубину научно-исследовательской, педагогической и организационной деятельности А. А. Борисяка. Необходимо при этом отметить одну деталь: в своем кратком жизнеописании Алексей Алексеевич упоминает, что, находясь на 1-м курсе университета, он колебался между естественным и историческим факультетами. Этот интерес к истории он перенес затем на историю земли и жизни на ней, а также на историю науки.

В 90-х годах прошлого столетия кафедру исторической геологии в Горном институте занимал А. П. Карпинский. Студент Борисяк стал учеником Александра Петровича; лекции последнего определили его специальность: геологию и палеонтологию, а также и его преподавательскую деятельность. Впоследствии Борисяк занял в Горном институте кафедру Карпинского, после сменившего последнего Ф. Н. Чернышева.

По окончании института А. А. Борисяк поступил в Геологический Комитет — учреждение, объединявшее большинство немногочисленных

тогда геологов. В исследовательской работе этого периода Алексей Алексеевич был близко связан со своим учителем А. П. Карпинским, Ф. Н. Чернышевым и С. Н. Никитиным, знатоком мезозоя Европейской России.

Как работник Геологического Комитета, А. Борисяк был поставлен на геологическую съемку северо-западной окраины Донецкого кряжа. Съемка здесь уже велась В. А. Наливкиным и Н. В. Григорьевым, вскоре погибшими во время полевых работ.

Весь огромный собранный В. А. Наливкиным и им самим в 1897—1899 гг. фактический материал А. А. Борисяк свел в глубоко продуманном труде «Геологический очерк Изюмского уезда», вышедшем в 1905 г. в «Трудах» Геологического Комитета, и опубликовал также несколько статей по тому же району. Эта первая блестяще выполненная геологическая работа Алексея Алексеевича показала его как тщательного полевого работника, использующего свои наблюдения не только для выяснения общего характера, стратиграфии и особенностей залегания изученных толщ. В своих выводах он пошел значительно дальше: он выяснил, в особенности для юрского периода, физико-географические условия отложения осадков и жизни морской фауны и восстановил историю поднятий Донецкого кряжа, влиявших на формирование толщ и на состав и распределение отдельных фаун. Особенно интересен оригинальный анализ сложной тектонической жизни этой окраины Донецкого бассейна. Работа по геологии Изюмского уезда была передовою для своего времени и не потеряла своего фактического и методического значения и сейчас.

Геология донецкой юры явилась прекрасной школой для начинающего ученого. Она обратила его внимание на теснейшую связь, существующую между тектоникой, характером отложений бассейна и составом и судьбами его населения. Быстрая смена осадков в горизонтальном направлении показала большую важность фациального анализа осадочных толщ.

Этот первый опыт самостоятельной работы, естественно, сказался на круге интересов и содержании дальнейших работ А. А. Борисяка, в частности на построении его курсов в Горном институте. Донецкая работа дала также в его руки огромный палеонтологический материал, в особенности по юрской морской фауне. Присоединив к донецким моллюскам коллекции пластинчатожаберных из других районов развития юры в Европейской России и Польше, Алексей Алексеевич взялся за их монографическую обработку, первоначально под руководством С. Н. Никитина.

В период между 1904 и 1909 гг. А. А. Борисяк печатает первые 4 выпуска своей монографии о юрских пелециподах, которая заканчивается 5-м, написанным совместно с Е. В. Ивановым и опубликованным в 1917 г. Кроме того, он обрабатывает донецких юрских головоногих (1908).

Эти работы создали А. А. Борисяку имя передового палеонтолога, подошедшего к ископаемому материалу с совершенно необычным для большинства палеонтологов арсеналом знаний. Зоологическое образование дало ему возможность предпослать первой серии своих палеонтологических работ специальное «Введение в изучение ископаемых пелеципод (пластинчатожаберных)», напечатанное Минералогическим обществом в 1899 г. В нем Алексей Алексеевич сводит литературные данные по морфологии, эмбриологии, условиям существования и классификации пелеципод и пытается установить их естественную систему. Начиная палеонтолог ставит вопрос о необходимости пересмотра всего материала по ископаемым пелециподам на основе новых идей, которые внесли последние работы по сравнительной анатомии и онтогении этого класса. Это «Вве-

дение» ясно показывает сложившиеся уже тогда его взгляды на палеонтологию, как биологическую науку; оно явилось отправным пунктом для последовательного развития этих взглядов.

Находясь в последующие годы на работе в Крыму, Борисяк не перестает углублять свои знания в области зоологии. Он принимает участие в работах Севастопольской биологической станции, которой заведывал



А. А. Борисяк в первые годы работы в Геологическом Комитете.

С. А. Зернов, и публикует две статьи: о тератологических явлениях у раковин митилусов и с пелециподах черноморского планктона (вторая статья была затем, без ведома автора, в переводе издана за границей).

Перу А. А. Борисяка принадлежит еще 6 небольших статей по пелециподам из различных мезозойских и третичных толщ Крыма, Кавказа, Сибири и Средней Азии, а также статья о крымских меловых раках. Этим перечнем полностью исчерпываются его оригинальные работы по ископаемым беспозвоночным: последним пришлось уступить место позвоночным.

Вследствие развившегося туберкулеза, в 1900 г. А. А. Борисяк переезжает в Крым. Алексей Алексеевич ведет здесь геологическую съемку вплоть до 1912 г., когда болезнь вынуждает его прекратить полевые работы. 26 статей и отчетов, некоторые из которых написаны совместно с К. К. Фохтом и С. Н. Михайловским, по съемке и стратиграфии преимущественно южной горной части Крыма, по тектонике, геоморфологии

и гидрогеологии, оползням и обвалам Крымского побережья, геологическая карта Крыма, составленная совместно с Н. И. Андрусовым и К. К. Фохтом, — таков итог плодотворной работы А. А. Борисяка на Крымском полуострове. К сожалению, обработку своих крымских материалов он не закончил, и они полностью опубликованы не были.

Здесь же, в Крыму, Алексей Алексеевич впервые столкнулся с ископаемыми млекопитающими. В 1908 г. в Севастополе, где он жил, была открыта богатая, хорошей сохранности гиппарионовая фауна. В своем очерке «Русские охотники за ископаемыми» он живо описывает обстоятельства этой находки. Поглощательным колодцем, пробитым в центре города, была пройдена костеносная линза. Кости, выброшенные из колодца, вскоре оказались в руках местного геолога-любителя Лескевича, передавшего их А. А. Борисяку.

Эта находка была поворотным пунктом в научном творчестве Алексея Алексеевича. Обработка севастопольской гиппарионовой фауны переросла в дальнейшем в крупные работы в области палеонтологии млекопитающих и определила его основные научные интересы на весь последующий период жизни.

Что же явилось причиной того, что А. А. Борисяк оставил палеонтологию морских беспозвоночных, которой он начал заниматься с таким успехом, и всецело перешел к палеонтологии наземных позвоночных? Здесь имело место стечение целого ряда обстоятельств. Не заняться обработкой гиппарионовой фауны, переданной в его руки, Борисяк, незадолго до того выпустивший курс палеонтологии, естественно, никак не мог. Он прекрасно справился с новым материалом — за свою монографию «Севастопольская фауна млекопитающих», в двух выпусках (1914—1915), он получил 1-ю Ахматовскую премию. Алексей Алексеевич глубоко изучил этот ископаемый материал и круг вопросов формирования и развития фаун кайнозойских млекопитающих. А вслед за тем пошли, уже с территории Кавказа и Казахстана, новые находки еще более интересных, не только верхне-, но и нижнетретичных млекопитающих, открывшие перед ним широкие перспективы разработки первоочередной, и у нас еще совершенно не тронутой, палеонтологической тематики. Кроме того, А. А. Борисяк, при его биологическом образовании, должен был испытывать особое удовлетворение от изучения ископаемых позвоночных, особенности скелета которых, в большей степени, чем в большинстве групп беспозвоночных, отражают функциональное назначение отдельных его частей. В этой связи вспоминается фраза, брошенная Алексеем Алексеевичем в его *singulum vitae*, что он, будучи еще универсантом-первокурсником, увлекался знаменитым П. Ф. Лесгафтом, проводившим в своих лекциях основную идею связи формы с функцией.

В последующий период своей жизни А. А. Борисяк не только превратился в палеонтолога-маммалога, он стал главой в области палеонтологии млекопитающих и палеонтологии позвоночных вообще у нас в Союзе и одним из наиболее крупных и уважаемых специалистов по ископаемым млекопитающим в мировой науке.

Исключительных успехов в области палеонтологии позвоночных А. А. Борисяк достиг не столько обработкой поступавших к нему из различных мест отдельных находок костных остатков, сколько организацией систематических поисков, экспедиций и раскопок в различных частях нашей обширной территории. За ними следовали стадии кропотливой препаровки и монтировки скелетов, обычно извлекавшихся из горной породы в фрагментарном состоянии. Всего этого у нас не было, и все это надо было организовать.

Первым и в то время единственным такого рода планомерным начинанием в России были раскопки В. П. Амалицкого на р. Северной Двине и созданная им галерея пермских рептилий и амфибий. Однако это была лишь одна единственная фауна, происходившая только из одной точки нашей необъятной страны, таящей в себе в отношении палеонтологии позвоночных огромные, неиспользованные возможности.



А. А. Борисяк среди геологов Геологического Комитета (1907).

Слева направо сидят: С. Н. Никитин, Ф. Б. Шмидт, Ф. Н. Чернышев, А. П. Карпинский; стоят: А. Н. Державин, А. К. Мейстер, Л. А. Ячевский, Л. И. Лутугин, А. А. Борисяк, Н. Н. Тихонович.

Успехи, достигнутые Амалицким при проведенных им специальных поисках гондванской фауны в архангельской перми, счастливая находка богатой севастопольской фауны и первые находки индрикотериевой фауны в пустынях Казахстана — вдохновляли А. А. Борисяка в этом нелегком деле. Он заложил у нас прочное основание палеонтологии позвоночных. Уже с первых лет его работы в Академии Наук ячейка палеонтологов-остеологов, представленная вначале им одним, становится деятельным центром изучения ископаемых позвоночных в нашей стране. Это начинание крепло и развивалось.

В остеологическом отделе академического Геологического музея, а затем в возглавленном им Палеозоологическом институте, Алексей Алексеевич собирал вокруг себя лиц, которые начинали работать по палеонтологии позвоночных как млекопитающих, так и пресмыкающихся, земноводных и рыб. Его работы и работы его сотрудников оказывали большое влияние на постановку и проведение исследований по ископаемым позвоночным в других научных центрах — в Киеве, Тбилиси, Одессе, Баку и др.

Все эти работы не только увенчали большими успехами нашу отечественную науку об ископаемых позвоночных, но и отразились весьма существенно на развитии мировой науки. Последнее сказалось и в том, что работы А. А. Борисяка, в которых он впервые указал на нахождение древнетретичных фаун млекопитающих в Азиатской части СССР, послужили толчком для организации крупных американских и шведских экспедиций в Центральную Азию. Эти же экспедиции, результаты которых общеизвестны, дали колоссальный новый палеонтологический и геологический материал и своими открытиями на неизведанной дотоле обширной территории Центральной Азии составили целую эпоху в истории палеонтологии позвоночных.

Трудами А. А. Борисяка и его сотрудников (Ю. А. Орлов, И. А. Ефремов и др.) было открыто в дотоле «немых» континентальных отложениях СССР и описано более десяти ранее неизвестных фаун четвероногих пермского, триасового и третичного возраста. Эти интереснейшие новые материалы имели огромное значение для понимания путей эволюции наземных позвоночных. Они же позволили дать геологическую датировку многих континентальных толщ и восстановить палеогеографическую обстановку их образования.

Параллельно с изучением ископаемых остатков кладется и начало изучению самих местонахождений.

Наша страна очень богата остатками четвертичных млекопитающих (мамонтов, волосатых носорогов и др.). Поэтому до начала работ Борисяка у нас описывались главным образом представители фауны ледникового периода; кроме того, были даны описания нескольких верхнетретичных млекопитающих. Личные работы Борисяка охватили шесть фаун млекопитающих третичного возраста, из них пять совершенно новых. Это: палеогеновая (олигоценовая) индрикотериевая фауна Казахстана, близкая к ней по возрасту фауна с Аральского моря, халикотериевая фауна с границы палеогена и неогена из Голодной степи, нижнемиоценовая фауна с огромных территорий Азии, среднемиоценовая анхитериевая фауна Кавказа и гиппарионовая фауна сармата из ряда горизонтов.

Более узкою специальностью А. А. Борисяка были третичные копытные (носороги, анхитерии, халикотерии), и в этой области он являлся крупнейшим специалистом. Кроме того, он обрабатывал остатки мастодонтов, ископаемых медведей и некоторых других млекопитающих.

Работы А. А. Борисяка по ископаемым млекопитающим, в особенности работы последних лет, представляют образцы углубленных палеонтологических исследований. Он давал подробное морфологическое описание скелетных остатков, применяя функциональный анализ особенностей их строения; выяснял экологию вымерших животных; устанавливал их филогенетические связи, ход развития отдельных ветвей; останавливался на вопросах центров формообразования и направлениях миграций наземных третичных фаун.

В предварительных статьях А. А. Борисяк незамедлительно знакомил с новыми открытиями в области ископаемых млекопитающих; за статьями следовали обстоятельные монографии. Свой материал он дорабатывал, выезжая за границу (в Зап. Европу), где изучал сравнительные материалы в музеях. Здесь же, в личной беседе с западноевропейскими и американскими палеонтологами, Алексей Алексеевич обсуждал и решал назревшие вопросы палеонтологии млекопитающих и строящейся на ней стратиграфии континентальных толщ. Там же он знакомился с постановкой музейного дела. Один из выездов за границу (в 1927 г.) был связан с личным приглашением участвовать в неделе русской науки в Берлине.

Здесь он прочитал доклад о достижениях советской палеонтологии вообще и палеонтологии позвоночных в частности.



А. А. Борисляк и Н. И. Андрусов с костями индрикотерия и ацератерия (1917).

Ископаемые остатки позвоночных, описанные А. А. Борисляком и его сотрудниками, поступали затем в музей. Вместе с Северодвинской галереей В. П. Амалицкого они образуют ядро Палеонтологического музея Академии Наук СССР. Организации музея ископаемых животных, в первую очередь позвоночных, Алексей Алексеевич всегда придавал боль-

шое значение и созданию своего академического музея уделял очень много времени. Многие скелеты были поставлены под его личным руководством.

Мы видели, как от геологических работ и палеонтологических исследований по беспозвоночным, толчком к которым явились те же полевые геологические исследования, Алексей Алексеевич перешел и все более и более углублялся в область палеонтологии млекопитающих. Последняя, в конце концов, полностью им завладела. Однако, прекратив полевые работы, он не оставил геологию: он лишь перешел к теоретическим работам в этой области, которые прекрасно сочетались с его педагогической деятельностью в Горном институте.

Многогранна была личность А. А. Борисьяка и многостороння его деятельность. Он был не только одним из наших наиболее крупных геологов и палеонтологов, он являлся также замечательным педагогом. Ему принадлежит несколько различных, но идейно тесно связанных между собою, курсов в высшей школе.

По окончании Горного института Алексей Алексеевич на непродолжительный срок (1898—1899 гг.) становится в нем ассистентом по кафедре палеонтологии, у Н. Н. Яковлева. Затем, как мы видели, переезжает в Крым. Однако здесь, вдали от высшей школы, он пишет свой первый курс — «Курс палеонтологии» (как беспозвоночных, так и позвоночных), впрочем никогда им не читавшийся (издан в 1905—1906 гг.). В этом курсе, как и в специальных палеонтологических работах, сказывается Борисьяк палеонтолог-биолог. Его курс палеонтологии, через который красной нитью проходит идея эволюции в дарвиновском понимании, остается лучшим на многие годы.

В 1911 г., в период окончания крымских работ, А. А. Борисьяк становится преподавателем в Горном институте, и ему поручается чтение курса исторической геологии. В 1921 г. он становится профессором Горного института; читает здесь до 1930 г., когда чтение всех курсов передает своим ученикам. Одновременно он был в продолжение нескольких лет профессором Географического института. В 1939 г. вместе с Ю. А. Орловым он организует кафедру палеонтологии на геолого-почвенном факультете Московского университета.

В Горном институте Алексей Алексеевич сперва создает свой курс исторической геологии. Ученик и преемник А. П. Карпинского, он кладет в основу курса передовые идеи своего времени, обнимаемые теорией геосинклиналей Э. Ога. Эту теорию он разрабатывает дальше и вносит в нее сугубо генетический элемент — и в этом огромная его заслуга в области теоретической геологии.

Теорию геосинклиналей Алексей Алексеевич не только разъясняет на своих лекциях и, пользуясь ею, строит свои знаменитые палеогеографические карты, — он посвящает ей, так же как и еще более молодой теории перемещения материков, ряд специальных статей. Из них наибольший интерес представляет речь на годичном заседании Геологического Комитета — «Теория геосинклиналей», напечатанная в «Известиях» Комитета в 1924 г. Эта статья, несмотря на свою краткость, становится классическим произведением в области теоретической геологической мысли.

Одновременно Алексей Алексеевич выделяет из курса исторической геологии специальный курс «Палеофаунистика» — обзоры фаун и флор по геологическим периодам — как особую часть палеонтологии, связующую ее с курсом исторической геологии (напечатан в 1919 г.). Этот курс в дальнейшем читал его ученик Ю. А. Жемчужников. Курс исторической геологии был впервые напечатан в 1922 г. и выдержал четыре издания.

В восстановительный период, после гражданской войны, происходит полное обновление учебных программ в Горном институте, и Алексей Алексеевич, деятельно участвовавший в этой реформе, создает на своей кафедре два новых курса—«Геологию России» (Геология Европейской России и Урала) и «Геологию Сибири» (эти курсы впервые читались в 1920/1921



А. А. Борисяк (1926).

и 1921/1922 учебных годах). В то же время своему ученику и сотруднику по кафедре Д. В. Наливкину он поручает составление и чтение нового курса «Учение о фациях» (читался впервые в 1922 г.). Все эти курсы были совершенно новы, и их инициатором был профессор А. А. Борисяк.

В первостепенной важности понятия «фация», как элемента палеогеографии, Алексей Алексеевич убедился еще во время своих донецких работ. Этим объясняется то значение, которое он придавал новому курсу Наливкина, вводимому к общему и специальным курсам исторической геологии. А эти последние были построены на палеогеографической (палеоокеанографической) основе.

Среди перечисленных специальных курсов особый интерес представлял курс геологии Сибири; он и самому Алексею Алексеевичу нравился больше других. Этот курс был напечатан в 1923 г. под названием «Геологический очерк Сибири». Он представляет первую попытку свести воедино нако-

появившийся из года в год обильный фактический материал по огромной, в то время еще слабо изученной части Азии, — первый его синтез. Эта работа была первоначально задумана в виде стратиграфического описания к издававшимся Геологическим Комитетом геологическим картам Сибири.

Мастерская рука А. А. Борисяка великолепно справилась с этой трудной задачей. Его лекции, сопровождавшиеся показом первых палеогеографических карт сибирской территории, слушали не только студенты, но и старые геологи-сибиряки. Очерк геологии Сибири, появившийся ранее сводок В. А. Обручева, оказал большую помощь полевым работникам и сыграл выдающуюся роль в деле познания Сибири.

Созданная А. А. Борисяком серия курсов-сводок по исторической геологии нашла свое продолжение в «Очерке геологии Туркестана», составленном в те же годы его преемником по кафедре Д. В. Наливкиным. И еще один курс — «Палеоэкология», впервые читанный автором этих строк на кафедре исторической геологии Горного института, явился естественным звеном в цикле курсов, созданном А. А. Борисяком.

Слушать лекции Алексея Алексеевича представляло большое удовольствие, несмотря на трудность предмета для запоминания. Он всегда тщательно готовился к лекциям и всегда, как и все свои доклады, предварительно писал. Алексей Алексеевич всегда читал с подъемом; последний был вызван как новизной многих излагавшихся им фактов, так и новизной интерпретации, даваемой этим фактам талантливым лектором. Изложение было живо, ясно и глубоко продумано.

К учебно-педагогической деятельности А. А. Борисяка примыкает его деятельность в качестве популяризатора. Популяризацией палеонтологии, кроме него, М. В. Павловой и А. П. Павлова, у нас почти никто не занимался. Алексей Алексеевич был прекрасным популяризатором. Он организовал перевод книг Кювье, Депере, Ланкестера и др., на которых училось студенчество и которые помогали войти в область палеонтологии лицам, не получившим специального образования. Алексей Алексеевич подготовил также перевод книги Долло и статью о его значении в палеонтологии. Ему же, организатору систематических поисков вымерших позвоночных на территории СССР, принадлежит статья о русских «охотниках за ископаемыми» в выпущенном А. Н. Рябининым переводе захватывающей книжки американского «охотника» Штернберга. Перу А. А. Борисяка принадлежат многочисленные популярные статьи в журнале «Природа» и других.

Восстановительный период нашей страны привел к резкому увеличению спроса на геологические работы и к бурному росту кадров Геологического Комитета. В последнем учреждении А. А. Борисяк работал без перерывов, начиная с 1896 г.: из помощников геологов — в 1903 г. перешел в геологи, и в 1908 г. — в старшие геологи. Малочисленный личный состав дореволюционного Геологического Комитета никак не мог удовлетворить горную промышленность и геологическую разведку Советской республики. Требовались многочисленные новые кадры. А. А. Борисяк становится во главе палеонтологической секции Геологического Комитета. Эта секция вырастила десятки палеонтологов, преимущественно из молодежи. Под конец в состав секции входило до 90 палеонтологов — цифра в геологических учреждениях дотоле неизвестная. Организация этой секции и большая доля в руководстве ее новыми кадрами были делом рук и неослабевавшей энергии Алексея Алексеевича.

В секции был проведен до конца принцип обработки ископаемых остатков по систематическим группам, а не по фаунам, как это обычно практиковалось раньше. При этом выработались крупные специалисты и по

таким группам животных, которые раньше вообще не обрабатывались, так как геологами они считались не стоящими внимания; и эти группы приобрели большое стратиграфическое значение.

В 1932 г. Алексей Алексеевич покинул Геологический Комитет и всю свою попрежнему многостороннюю, кипучую деятельность сосредоточил в Академии Наук. С Академией Наук он был связан официально с 1918 г., когда был зачислен на должность каталогизатора (!) в Геологический и



А. А. Борисяк среди членов президиума Русского палеонтологического общества. Слева направо сидят: М. Э. Япиевский, А. П. Карпинский, П. Н. Яковлев, А. А. Борисяк; стоят: А. Н. Рябинин, П. П. Степанов, М. Д. Залесский, Б. К. Лихарев.

Минералогический музей. Но уже задолго до этого директор музея Ф. Н. Чернышев привлек его к созданию остеологического отдела в Геологическом музее. С 1921 по 1925 г. Алексей Алексеевич исполнял обязанности директора Геологического Отделения Геологического и Минералогического музея, с 1925 г. был заведующим остеологическим отделом Геологического музея. В 1923 г. был избран в члены-корреспонденты Академии Наук, а через 6 лет, в 1929 г., в первом туре выборов академиков при участии советской общественности, — в действительные члены Академии по отделению геологических наук.

До этого Алексей Алексеевич занимался в Академии палеонтологией позвоночных. Сейчас же после выборов он подает записку о необходимости создания в Академии Наук специального Палеозоологического института, задачей которого было бы изучение на биологической основе как остатков вымерших позвоночных, так и беспозвоночных, а также организация систематической разработки местонахождений, в особенности местонахождений ископаемых позвоночных.

Алексей Алексеевич не был удовлетворен теми большими успехами в области палеонтологии, которых, при его непосредственном участии, достиг Геологический Комитет. Ему, с его большим опытом и широким кругозором, была совершенно ясна необходимость развития палеонтологии не только для удовлетворения нужд геологической теории и практики,—он был убежденным сторонником палеонтологии как самостоятельной науки о развитии жизни на земле и законах, управляющих этим развитием. Мысль о создании особого академического палеонтологического института возникла еще тогда, когда Северодвинской галлереей Геологического музея заведывал и здесь проводил свои первоклассные исследования акад. П. П. Сушкин. Эта новая мысль получила одобрение, и в 1930 г. Палеозоологический (впоследствии Палеонтологический) институт был создан.

Ядро нового института составили бывший остеологический отдел и Северодвинская галерея В. П. Амалицкого с их немногочисленными сотрудниками. Далее в него перешли из Геологического музея работы по насекомым (А. В. Мартынов) и иглокожим; несколько позже были начаты исследования над плеченогими и моллюсками.

В новом институте Алексей Алексеевич энергично принимается за внедрение биологического метода в изучение ископаемых беспозвоночных, в этом отношении отстававшее от изучения позвоночных. Настоящая для этого возможность появилась после переезда института в Москву. Здесь в расширенные штаты института вошли московские палеонтологи, изучавшие кораллы, мшанки и брахиоподы; в институте были также начаты работы по аммонитам, пелециподам и фораминиферам. Новые сотрудники продолжали работать над своими группами, но направление их работ изменилось. В то время как до поступления в ПИН конечной целью их работ было описание форм и выделение из них руководящих для определения возраста, сейчас они получали дополнительно новые задания, которые ставились во главу угла: установить непосредственные филогенезы, выяснить функциональное значение отдельных органов или частей скелета, вскрыть связь ископаемого организма со средой его обитания, осветить, насколько это возможно, обстановку видообразования и установить закономерности эволюционного процесса.

Широкая научная подготовка, интерес к истории науки и историческое чутье, свойственное Алексею Алексеевичу, помогли ему, когда он был еще начинающим ученым, правильно оценить современное состояние палеонтологической науки, увидеть пути ее развития и определить правильное направление дальнейшей разработки палеонтологической проблематики. Он пошел по пути палеонтолога-биолога-эволюциониста и никогда с него не сходил; вместе с тем он сделался трибуном этого единственно правильного направления в палеонтологии, по отношению к которому остальные направления являются подсобными или же представляют начальные, часто несовершенные, стадии познания жизни прошлых времен.

Свое научное credo, итог своих мыслей за почти полувековой период работы в области палеонтологии, Алексей Алексеевич изложил в статье «Основные проблемы эволюционной палеонтологии», написанной незадолго перед смертью, во время эвакуации в г. Фрунзе. Это — последняя работа А. А. Борисяка, настоящий итог его жизни как историка и организатора палеонтологической науки, давшего и лично много крупных оригинальных работ. Несмотря на семидесятилетний возраст автора, эта статья написана все тем же ясным, простым и красивым языком, кратко и выпукло; содержание ее глубоко продумано, и статья читается с огромным интересом. В этой статье подробно рассматриваются и конкретизи-

руются основные проблемы, которые стоят перед современной палеонтологией и диктуются ходом ее развития. Это — проблема взаимоотношений организма и среды, проблема филогенезов с проблемой взаимоотношений онтогенеза и филогенеза и проблема становления вида. Статья «Основные проблемы эволюционной палеонтологии» представляет научное завещание и программу действий, оставленную нам Алексеем Алексеевичем.

Перечисленные проблемы были поставлены во главу работ института его директором акад. Борисяком. Несомненное влияние на углубление тематики Палеонтологического института оказало сближение с Институтом эволюционной морфологии и его директором акад. А. Н. Северцовым.

К этим палеонтологическим и общебиологическим проблемам относятся и специальные вопросы палеоэкологии и, в том числе, палеосинэкологии, работа по которым была начата еще в ленинградский период деятельности института. В нем были поставлены изучение, в экологическом направлении, сообществ целых ископаемых бассейнов различных геологических периодов, а также экологический анализ отдельных богатых местонахождений ископаемых животных и растений.

Проблематика и тематика ПИН'а не появились откуда-то извне и не определились во всех деталях сразу. Институт акад. А. А. Борисяка рос и самоопределялся, росли его работники, не только числом, но и в научном отношении, и вместе с институтом и своими младшими товарищами по работе рос и сам Алексей Алексеевич. И то, что он не переставал пополнять свои знания до последних дней жизни как в области своей горячо любимой науки, так и в области смежных наук и философии — представляет одну из характернейших черт его личности. Эта особенность была надежным залогом его успехов.

Следя за развитием Палеонтологического института, можно видеть, как чрезвычайно целеустремленно вел его А. А. Борисяк по взятому направлению биологической — экологической и эволюционной — палеонтологии, как быстро повышался теоретический уровень работ института и как все более определенно выступал его профиль — профиль передового палеонтологического учреждения, о котором давно мечтал Алексей Алексеевич, который он создал и так рано навсегда покинул.

Сейчас еще трудно дать настоящую оценку всему тому, чем обязаны А. А. Борисяку его ближайшие сотрудники, Академия Наук, Советский Союз и мировая наука. Высокую правительственную оценку своих многолетних трудов на пользу нашей страны Алексей Алексеевич получил незадолго перед смертью: ему была присуждена Сталинская премия.

Создав крупный палеонтологический центр в Академии Наук СССР, А. А. Борисяк не переставал заботиться о положении палеонтологии во всем Союзе. Для этих целей он созвал два совещания общесоюзного значения: одно по вопросам преподавания палеонтологии в высшей школе и другое — по вопросу организации палеонтологической службы в нашей стране. Далее Алексей Алексеевич энергично продвигал составление многолетней сводки «Палеонтология СССР», имеющей назначение служить пособием для геологов в их повседневной работе. Кроме того, он начал издавать реферативный журнал «Палеонтологическое обозрение».

А. А. Борисяку принадлежит большое число программных и итоговых статей, помещенных в различных журналах, в которых он разъясняет значение палеонтологии, различные направления в ней и неуклонно пропагандирует необходимость развития нашей науки на эволюционной, дарвиновской основе.

Организационные мероприятия А. А. Борисяка в области палеонтологии составляют лишь небольшую часть его огромной организационной

деятельности. Он был не только ученым-организатором в своей науке и в высшей школе, но также большим организатором-общественником. В Горном институте Алексей Алексеевич был деканом геолого-разведочного факультета и членом различных комиссий. После избрания в академики он с головой уходит в сложную жизнь Академии. На ряд лет он становится академиком-секретарем Отделения физико-математических наук, председателем Геологической группы, заместителем председателя Геологической ассоциации, избирается в члены Президиума Академии Наук и на этом посту, не жалея своих сил, работает около 10 лет. Затем становится заместителем академика-секретаря Отделения биологических наук и здесь ведет ежедневную большую работу; избирается председателем многочисленных комиссий: Библиотечной, Квалификационной и многих других и является членом во много раз большего числа других комиссий. По далеко не полным документам, этих комиссий можно насчитать свыше 35! На эту гигантскую работу тратилось много времени и сил. А годы уходили, и без того слабое здоровье слабело.

Алексей Алексеевич был инициатором многих новых начинаний. Он был известен своей исключительной исполнительностью; всегда умело и самым добросовестным образом выполнял он все то, что ему поручала Академия, лично входил во все детали. Лишь в виде исключения в протоколах заседаний Академии Наук можно прочитать, что акад. А. А. Борсяк ввиду крайней загруженности просил освободить его от участия в какой-нибудь комиссии. А на поверку получалось, что эта снимаемая нагрузка была не из основных. Большую самоотверженную организационную работу Алексей Алексеевич вел в нелегких условиях эвакуации, в г. Фрунзе, как член бюро отделения биологических наук и затем уполномоченный Академии в Киргизии. У него установились самые близкие и теплые отношения с Киргизским правительством. Киргизское правительство высоко оценило А. А. Борсяка как человека и организатора.

Сотрудники Палеонтологического института часто просили Алексея Алексеевича побереечь свои силы, сократить огромную работу вне института, отказаться от дел, не связанных с палеонтологией и институтом — он их не слушал. Он не мог жить одной лишь наукой. Поэтому свои палеонтологические исследования за последние полтора десятка лет жизни Алексей Алексеевич мог вести лишь урывками, и то, вследствие своей большой организованности в работе, успевая сделать многое.

Таков неполный, почти голый перечень разнообразнейших дел и достижений А. А. Борсяка. Их так много, что, желая коснуться хотя бы основных, невозможно быть более кратким.

Алексей Алексеевич был незаурядный, богато одаренный и чрезвычайно трудолюбивый человек, талантливый ученый, учитель, популяризатор научных знаний, организатор и общественник.

Алексей Алексеевич считал себя и был в действительности учеником А. П. Карпинского, В. О. Ковалевского и через последнего и прямо — учеником Дарвина. Идеи этих великих ученых помогли ему сделать очень много в области геологической и палеонтологической наук, приобщить к ним молодые поколения.

Алексей Алексеевич обладал широким научным кругозором, который он постоянно расширял, никогда не довольствовался достигнутым, поэтому всегда находился на высоте современного уровня знаний — не старел в научном отношении, и так, молодым, сошел в могилу...

Алексей Алексеевич был эволюционистом-дарвинистом со студенческой скамьи. Большой портрет Дарвина на стене и маленький на письменном столе его домашнего кабинета — таково было неотъемлемое «внеш-

нее дарвиновское оформление» его рабочего места. Глубокий, тонкий анализ фактического палеонтологического материала в поисках подтверждений идей Дарвина — таково «внутреннее дарвиновское содержание» научных работ Алексея Алексеевича и его учеников. Будучи настоящим ученым, он никогда не следовал слепо за авторитетом; он заставлял говорить свой материал, хозяином и мастером которого он был, и потому такое большое удовлетворение получал он, когда был в состоянии показать, что его данные и их правильная интерпретация подтверждают теорию естественного отбора.

Алексей Алексеевич был большим патриотом нашей Родины и русской науки, любил русскую природу. Он всегда отмечал исключительные возможности, которые Русская платформа с ее эпиконтинентальными почти неизменными осадками дает в руки палеонтологу и палеогеографу, он указывал на Сибирь и Азию вообще, как на страны, где таятся разгадки основных геологических проблем, которые не в силах разрешить европейская геология. С исключительным уважением и любовью он относился к своему учителю — дедушке русской геологии — А. П. Карпинскому, и много писал о значении Карпинского для развития русской геологии и палеонтологии.

Еще выше в области палеонтологии Алексей Алексеевич ставил гениального создателя современной эволюционной и экологической палеонтологии — В. О. Ковалевского. Алексей Алексеевич считал себя учеником и продолжателем направления работ Ковалевского. Это преклонение перед Ковалевским побудило его заняться поисками неопубликованных материалов о жизни последнего и вдохновило его на написание биографии Ковалевского, полной трагических моментов. Алексей Алексеевич мастерски справился с этой задачей, и его книга, по своему изложению граничащая с художественным произведением, переизданная с дополнениями в «Palaeobiologica», еще яснее показала всему миру значение русских ученых в создании биологической и эволюционной палеонтологической науки. Смерть прервала работу А. А. Борисяка по полному изданию переписки братьев В. О. и А. О. Ковалевских.

Алексей Алексеевич был борцом за свои идеи, за свой институт, за его рост. В организации института палеонтологии на биологической основе, — как это вообще бывает со всякими новыми начинаниями, не сразу для всех понятными, — он встречал противодействие, притом в своей же Академии Наук. Это волновало и огорчало Алексея Алексеевича и не шло на пользу его слабому здоровью.

Обладая в общем мягким характером, в принципиальных вопросах науки и строительства своего детища — Палеонтологического института — Алексей Алексеевич был тверд, настойчив и непоколебим. В то же время в общении с людьми он был прост, всегда доступен и отзывчив; он был человеком сдержанным и скромным.

Алексей Алексеевич был человеком огромной работоспособности, большой систематичности в работе, исключительным энтузиастом науки, распространения настоящих знаний, энтузиастом-организатором и общественником. Своим энтузиазмом он заражал других.

Зная о чрезвычайно слабом здоровье Алексея Алексеевича и о том, что тяжелый недуг осложнял всю его жизнь и не раз подводил к порогу смерти, — приходится удивляться тому, что он сделал и чего достиг. Ему повседневно помогали его энтузиазм и огромная воля к жизни и труду и строгий личный режим, которого он придерживался.

В слабом, немощном теле Алексея Алексеевича был сильный, непоколебимый дух.

Ю. А. ЖЕМЧУЖНИКОВ

А. А. БОРИСЯК КАК ЧЕЛОВЕК И УЧЕНЫЙ

(по личным воспоминаниям)

Мне посчастливилось встречаться с Алексеем Алексеевичем Борисяком на протяжении более чем пятидесяти лет.

В настоящей статье я не намереваюсь дать сколько-нибудь полный очерк деятельности А. А. Борисяка или оценку его научных работ. Мне хотелось бы только отдельными штрихами восстановить дорогой для нас образ Алексея Алексеевича как человека и ученого. Хотя я был значительно моложе Алексея Алексеевича, но хорошо помню его еще гимназистом последних классов Самарской классической гимназии. Он был первым учеником в классе, окончил с золотой медалью, и все говорили, что он непременно будет ученым. В 1894 г., когда я переехал в Петербург, Алексей Алексеевич, студент Горного института, с энтузиазмом показывал мне, девятилетнему мальчику, Музей Горного института с его замечательными минералогическими и палеонтологическими коллекциями. Умение воодушевлять других проявилось у Алексея Алексеевича со студенческой скамьи. Оно проистекало из глубокой любви к науке. Именно ему я обязан своим рано зародившимся интересом к геологии.

В 1899 г. Алексей Алексеевич напечатал в журнале «Научное Обозрение» статью против акад. Фаминцына, защищавшую дарвинизм с марксистских позиций. Об этой статье я много слышал в нашей семье, где нередко собиралась молодежь и велись споры между марксистами и народниками.

Именно в эти годы (около 1902 г.) я помню Алексея Алексеевича с первыми выпусками выходившей тогда роскошно изданной книги М. Неймайра «История земли» в руках. Он восторгался в этой книге не только прекрасными иллюстрациями, частью известными, но и мастерским популярным, чуждым всякой вульгаризации, изложением. Он особенно ценил глубокие дарвинистические идеи, которые Неймайр вносил в палеонтологию.

К этому времени Алексей Алексеевич был уже убежденным дарвинистом. Дарвинизм в нем сочетался с марксистским мирозерцанием, которое он усвоил в последние студенческие годы.

Эволюционная теория была им резко подчеркнута и в вышедшем в 1905 г. его «Курсе палеонтологии», который по своему характеру сильно отличался от современных ему или появившихся впоследствии чисто описательных курсов. Другой отличительной чертой этого курса является биологический и, в частности, сравнительно-анатомический аспект, особенно сказавшийся во второй части, посвященной позвоночным.

Ближе подойти к Алексею Алексеевичу и узнать его как ученого мне пришлось в 1908—1909 гг., когда он взял меня в качестве коллектора для геологической съемки в Крыму.

Меня поразила тогда в Алексее Алексеевиче его настойчивость в смысле напряженного темпа полевых работ и использования времени. Быстрое утреннее приготовление к выходу в поле, с горячим завтраком из двух блюд. Остановка на полчаса в поле — чай (кипятили на костре) с бутербродами. Позднее возвращение из маршрута. Никогда не задерживаться ни в одной точке больше, чем это необходимо, было его правилом. Мы обходили пешком по горам до 1000 км в лето. Он требовал, чтобы все делалось быстро, без всякой расхлябанности.

Другое свойство, которое я заметил в нем, — это научная добросовестность и осторожность. Установив какой-нибудь новый факт и делая из него естественные выводы, он говорил: «повидимому, это так». И только когда накапливалось много подобных фактов, Алексей Алексеевич высказывался более определенно: «я думаю» или «я уверен, что это именно так и есть».

На карте он никогда не упускал случая проставить элементы залегания, номер обнажения, в лагере переписывал его описание, закрашивал полученные данные на карте, а в свободные от полевых экскурсий дни (через каждые 5—7 дней) приводил все в порядок, дополняя дневники и раскрашивая полевую карту с интерполяцией промежуточных пространств на основании данных рельефа и тектоники.

Дневники (с прокладкой) и карта писались таким образом, чтобы разобраться в них и их использовать мог всякий другой. Если ему приходила в голову новая мысль, ведущая к новым представлениям о строении, Алексей Алексеевич иногда снова возвращался к старым маршрутам, оценивая и проверяя фактами обе точки зрения. Работу он всегда начинал с более трудного и удаленного пункта и только потом приближался к дому. Когда наша съемка в 1909 г. от Алушты до Судака захватывала участки между морем и Яйлой, мы из каждого лагеря начинали делать круговые маршруты (петли) с Яйлы, стараясь не возвращаться по старым путям, а потом уже изучали прибрежную полосу, более доступную и легкую.

К этим же годам (1908—1909) относятся раскопки фауны млекопитающих в Севастополе, обработка которой доставила Алексею Алексеевичу заслуженную славу.

Летом 1909 г. Алексей Алексеевич получил и прочел только что вышедшую первым изданием книгу Деперэ (Depéret, Transformations du monde animal, 1908). Эта книга нашла у него очень высокую оценку, и он счел необходимым выпустить ее перевод на русском языке. Перевести ее он предложил мне, под своей редакцией.

В книге Деперэ Алексей Алексеевич ценил ее насыщенность общими идеями и вопросами палеонтологии, а также историческое изложение первой части, знакомящей с развитием идей. Сейчас, через 40 лет, легко критиковать эту книгу. Некоторые положения, развитые в ней, находятся в противоречии с чисто дарвинистическими объяснениями в вопросах, которые нередко и до сих пор остаются недостаточно разработанными, но тогда проблема развития и вымирания почти не затрагивалась в русской, да и в европейской, палеонтологии; книга же Деперэ, давая в кратком и ярком изложении большое количество иллюстрирующих общие положения фактов, была непревзойденной сводкой по биологической философии палеонтологии. Эта сводка, построенная на эволюционной основе, в общем была верна и сохранила свое значение до настоящего времени.

Алексей Алексеевич всегда имел тяготение к истории науки, именно геологии и палеонтологии. Это сказалось в его намерениях перевести книгу Гейки «Творцы геологии», книгу Деперэ и т. д. Но не только это стремление, а также талант Алексея Алексеевича наиболее выявился в его последующих мастерских биографических очерках о Кювье и В. Ковалевском. Очерк о Ковалевском можно рассматривать как оригинальную монографию, для которой было привлечено много новых, неопубликованных материалов. Этот очерк показывает не только критическое чутье, такт и высокий художественный вкус Алексея Алексеевича, но и умение правдиво обрисовать великого палеонтолога как выдающегося ученого и незаурядного человека. Ярко воссоздавался образ Ковалевского как творца новых путей в палеонтологии. Эта биография является ценным вкладом в историю палеонтологии. На ее создании сказались все те черты научной добросовестности, внимательности к первоисточникам и строгости изложения, которые характеризуют все работы Алексея Алексеевича.

В 1912 г., после ухода Ф. Н. Чернышева, который перед этим в течение двух лет читал в Горном институте курс исторической геологии, преподавателем был приглашен А. А. Борисяк. Ф. Н. Чернышев читал очень интересно, но очень подробно, монографически, и прочел за первый год только девон, а за второй год — карбон и пермь. На его лекциях всегда присутствовало 10—20 геологов, горных инженеров, преподавателей, и только часть аудитории составляли студенты. Курсы Ф. Н. Чернышева стенографировались, а затем были изданы.

Несмотря на свежую память о блестящих лекциях Ф. Н. Чернышева, Алексей Алексеевич сумел завоевать студенческую аудиторию. Он впервые читал историческую геологию полностью. Курс был насыщен фактическим материалом, но не мертвым, а укладывающимся в общую идею. Такой руководящей идеей была палеогеография, построенная на новых началах, выдвинутых Огом (геосинклинали и континентальные платформы с их морями). Сам перевес палеогеографических данных конкретных разрезов над чисто палеонтологическим содержанием исторической геологии был в значительной степени новым. Алексей Алексеевич завел черные доски-карты с готовыми контурами современных континентов и мелом наносил на них отдельные точки с морскими геосинклинальными, эпиконтинентальными или наземными отложениями (разными обозначениями) и затем обобщал это, выделяя соответственные области. Получалась цельная картина, обнаруживающая свои закономерности. Еще сильнее последние выявлялись при сравнении карт следующих друг за другом периодов, причем отчетливо намечалась миграция геосинклиналей в течение геологического времени. Изложение в лекциях было, таким образом, индуктивным.

Когда Алексей Алексеевич приступил впоследствии к печатанию своего курса, он долго колебался, излагать ли его индуктивно или дедуктивно. При у с т н о м и з л о ж е н и и палеогеографические карты были все время в становлении и заполнялись на глазах слушателей, после чего резюмировались в виде обобщения. Ему казалось, что при ч т е н и и курса с уже готовыми палеогеографическими картами направляющую идею и основные контуры нужно дать заранее и затем только заполнять общую схему конкретным фактическим материалом разрезов. Последние без такого введения трудно усваивались бы. Поэтому он принял дедуктивную форму изложения — от общей картины к частностям.

В курсе исторической геологии Алексей Алексеевич не считался с границами частей света и государств и давал подлинную всемирную историю земли, а не геологию Европы или СССР.

Как в этой книге, так и в других своих работах А. А. Борисяк никогда не чуждался о б щ и х и д е й и обобщений. Но как научный исследователь он отличался большой осторожностью и с недоверием относился к общим концепциям, недостаточно подкрепленным фактами. Однако, если он видел, что материал наблюдений подтверждает рабочую гипотезу, — он ее смело выдвигал и отстаивал. Одной из лучших иллюстраций этого рода является его очерк геологии Сибири, напечатанный в 1923 г. До этого времени сибирская геология охватывала очень узенькие исследованные полоски, оставляя большие белые пространства. Никакой общей концепции ее строения, если не считать идеи «древнего теменн» Черского-Зюсса и противоположной схемы Делонэ, — не было. Да и эти идеи касались лишь небольшого (прибайкальского) узла. Перечитав огромную литературу и развивая свой метод построения палеогеографических карт, Алексей Алексеевич сумел правильно оценить значение новых открытий, и, на далеко не полной основе, начертать геосинклинали и платформы для каждого геологического периода. Этим самым он дал направление для идейного освоения фактов сибирской геологии и дальнейших открытий. Развернувшиеся в Сибири широкие геолого-разведочные работы дали огромный материал для подкрепления и уточнения схем, созданных на основании лишь нового метода и глубокой интуиции.

Тяготение Алексея Алексеевича к широким концепциям проявилось в преподавании исторической геологии очень ярко. Он стремился всегда показать, что так называемые «окаменелости» — не мертвые камни, а свидетели минувшей жизни, некогда жившие организмы, тесно связанные с окружающей средой, неорганической и биологической.

С этой точки зрения Алексей Алексеевич придавал большое значение выявлению различных фаций отложения. На организованных им семинарах по исторической геологии студенты реферировали по его указанию такие именно работы, в которых наиболее выпукло и талантливо были выражены эти фациальные точки зрения, как, например, известная монография Архангельского о меловых отложениях Поволжья, с первым применением палеоокеанографического метода исследования, или работа А. Н. Розанова о зонах подмосковного портланда, труд Ламанского о прибалтийском силуре, монография Ноинского о Самарской Луке и другие.

На семинарах, руководимых А. А. Борисяком, происходили оживленные прения, задавались вопросы. Для меня и для всех нас, участников в разные годы (Д. В. Наливкин, Р. Ф. Геккер, В. И. Бодылевский и др.), эти семинары являлись настоящей школой передовой геологической мысли и раскрытием научного метода в исторической геологии.

Во всех этих геолого-палеонтологических работах ярко выступает не шаблонно-описательное, а идейное и методически выдержанное направление исследований, пытающихся восстановить былую жизнь земли. В развертывавшихся на семинарах прениях Алексей Алексеевич подчеркивал беспомощность безидейного накопления материалов наблюдений и необходимость реставрации условий жизни минувших времен. Последнее, по его мнению, составляло цель геологического исследования.

Как лектор, Алексей Алексеевич отличался крайней добросовестностью. Конспект своих лекций, написанный тесными строчками на бумажках одного формата в 1/8 листа, тщательно пронумерованных, он постоянно обновлял. К лекциям, до последнего года чтения в Горном институте (1929), он всегда готовился, прочитывал и продумывал свой конспект, причем это занимало у него не менее времени, чем сама лекция. Поэтому его лекции были всегда гладкими, стройными, наполненными свежим и боль-

шим фактическим и идейным материалом. Это вызывало иногда сомнения, не перегружены ли они фактами.

В сущности говоря, к слушанию его лекций (как мне кажется, и вообще к лекциям по исторической геологии) студентам необходимо было готовиться. Прежде всего нужно ясно представлять себе географию мира и СССР, все речные артерии, хребты, города и пр., к которым приурочиваются разрезы. Тогда гораздо легче следить за нитью изложения и размещать в уме и в пространстве услышанные факты. Также нужно иметь заранее наглядное графическое представление о стратиграфических разрезах, хотя бы частично, так как темп изложения все равно будет перегонять возможность усвоения. Поэтому, мне кажется, упрек в перегрузке фактическими сведениями будет относиться ко всякому курсу этого предмета, если он имеет в виду не только дать известные обобщения, но и обосновать их.

Свои лекции Алексей Алексеевич вел «в темпе», как бы подгоняя самого себя. Так как он был всегда хорошо подготовлен и держал наготове листочки конспекта, то никаких остановок, пауз, растягиваний и «пустых мест» в лекциях вовсе не было. Поэтому и от слушателей действительно требовалось напряженное внимание.

Во всяком случае, еще с большим интересом слушали лекции Алексея Алексеевича студенты, уже сдавшие экзамены, или слушающие второй раз, или много читавшие по истории земли, ассистенты и геологи вообще. Его изложение всегда было на высоком уровне и не отставало от идей века. Он никогда не впадал в упрощенчество и не довольствовался элементарными ответами.

А. А. Борисяк сразу решительно и бесповоротно принял Октябрьскую революцию. Ему импонировала революция прежде всего открывшимися возможностями широкого научного творчества, и его особенно возмущал тот дух явного или скрытого саботажа, который царил тогда среди значительной части интеллигенции. Многие ученые, не понявшие момента, недоумевали, как это скромный, как будто умеренный и респектабельный, Алексей Алексеевич вдруг превратился в твердого глашатая большевизма. Противники часто говорили, что «при создавшихся условиях», т. е. при разрухе и голоде, нельзя научно работать. Но А. А. Борисяк, тогда уже 45-летний ученый с именем, считал, напротив, что сейчас-то и наступает период, благоприятный для творчества. И, действительно, эти и последующие годы (1920—1924) были для него новым подъемом и одним из самых плодотворных периодов его творчества.

В этом сказалась его марксистская закваска, позволившая ему сквозь временные затруднения и недостатки прсвидеть грядущий расцвет науки. В этом — объяснение его стойческой выдержки, когда дома в шубе и валенках он сидел перед «буржуйкой», на которой готовилась очередная «болтушка», и усиленно работал.

К этому времени относятся окончание им подготовки к первому изданию «Курса исторической геологии», составление краткого курса «Палеофаунистики» и работа над рядом других тем. Именно в этот период сформились его окончательные воззрения на историческую геологию как на широкий комплекс, в который должны входить: 1) учение о фациях, как введение ко всему курсу; 2) история палеогеографических изменений земли (собственно история земли); 3) палеофаунистика, как история развития жизни на земле, и, наконец, 4) геология Союза, как изучение отечественной геологии в историческом аспекте.

По инициативе Алексея Алексеевича, в Ленинградском Горном институте в 1922 г. «Учение о фациях» начал читать Д. В. Наливкин; мне

Алексей Алексеевич поручил разработать и читать с 1922 г. «Курс палеофаунистики». Все это было новшеством и проводилось едва ли не впервые. Сам Алексей Алексеевич, продолжая читать палеогеографическую часть исторической геологии, приступил к созданию курса геологии Союза по районам.

Как я упоминал, Алексей Алексеевич привык очень добросовестно подходить к материалу и с осторожностью и сознанием ответственности делать обобщенные выводы. Свободное лето 1921 г. он посвятил овладению огромным фактическим материалом по геологии Сибири. В этом он воспользовался помощью В. А. Обручева, предоставившего ему библиографические списки, бывшие тогда еще в рукописи. Кстати сказать, библиографические данные В. А. Обручева отличаются удивительной полнотой и были высоко ценимы А. А. Борисяком. Любезную товарищескую помощь Владимира Афанасьевича следует отметить еще и потому, что ему было хорошо известно, что в смысле общих взглядов на геологию Сибири А. А. Борисяк будет держаться противоположной концепции, чем сам Владимир Афанасьевич, лучший знаток геологии Сибири.

Выступить с обоснованной новой концепцией геологического строения громадного региона, в котором Алексей Алексеевич никогда не был и не работал, представляло большую научную смелость.

На мысль взяться за геологию Сибири в связи с построением курса отечественной геологии Алексея Алексеевича натолкнули следующие обстоятельства. Уже работа над учебником исторической геологии навела его на ряд таких сопоставлений на территории Сибири, которые оказывались столь же новыми, сколь и спорными, и далеко не признанными. Но они вносили порядок в разрозненные факты, приводили их в некоторую систему. Его прельщала мысль дать известные п р о г н о з ы для многочисленных еще белых мест Сибири и этим помочь будущим исследователям. Он чувствовал, что именно в Сибири в ближайшие годы предстоит сделать много открытий, освещающих по-новому крупные области, равные по площади ряду европейских государств.

Второе обстоятельство, с которым приходилось считаться (Алексей Алексеевич говорит об этом в предисловии к своему очерку геологии Сибири), — это тот факт, что при обилии разнообразной литературы по сибирской геологии, таких произведений, из которых можно извлечь ценные данные по с т р а т и г р а ф и и, оказалось весьма немного. А «Геология Сибири» А. А. Борисяка и была в сущности стратиграфией и палеогеографией Сибири, отчасти тектоникой, но остальных сторон (например, вулканизма) почти не затрагивала.

В 1910—1912 гг. в Геологическом Комитете намечалось два течения — представителей теоретической науки (стратиграфы, палеонтологи, петрографы) и прикладников (исследователи нефти, угля, руд). А. А. Борисяк тогда резко встал на позицию «чистой», а не «прикладной» науки, так как он видел, что в условиях частнокапиталистического хозяйства уклон в практицизм часто отбивает у неустойчивых научных работников интерес к науке, как таковой, и превращает их в обыкновенных ремесленников, а геологическое учреждение — в Горный департамент. Сам он в своей деятельности избегал прикладных вопросов и редко участвовал в их разрешении.

После революции Алексей Алексеевич решительно изменил этот взгляд. Он считал, что в условиях социалистического хозяйства может быть достигнуто единство теории и практики и без ущерба для большой науки. Здесь опять сказалось его диалектическое мировоззрение, выработанное в молодости.

Если сам он, как палеонтолог, оставался в стороне от прикладной геологии, он придавал большое значение пропаганде палеонтологических и эволюционных идей, как дающих идеологическое оружие против всякого мракобесия и предрассудков, которых он не терпел в науке. Его упомянутые выше биографические очерки и ряд статей в «Природе» имели то же направление.

Алексей Алексеевич с молодых лет овладел искусством систематической работы в условиях строгого научного режима. Часто он вел одновременно несколько работ, переходя в течение дня от одной работы к другой. Так, по утрам, до завтрака, он занимался, например, геологическими темами, время с завтрака до обеда посвящал палеонтологическим исследованиям, вечером готовился к лекции, докладу или подбирал материал для статьи и т. д. Утром он работал дома, потом шел в учреждение, вечером снова работал дома. Бывало, что он делил время между двумя научными учреждениями (Геолком, Музей Академии Наук). Всюду у него было подготовлено рабочее место. Для каждой работы был отведен особый стол, на котором лежали книги, специально подобранные для данной темы. Здесь же находились библиография и прочие необходимые материалы, а также начатая рукопись. Все было готово, чтобы сесть за работу.

Собственные книги Алексея Алексеевича, прочитываемые и используемые им для своих трудов, были всегда размечены различными значками, подчеркиваниями и т. д., облегчающими справки.

Одним словом, он всячески старался рационализировать свою работу, чтобы не терять ни одной лишней минуты. Он использовал каждые четверть часа, которые у него оставались иногда между обедом, заседанием, уходом на работу и т. д., чтобы, сев за стол с начатой работой, продвинуть ее несколько вперед. В этом смысле он был настоящим стахановцем.

По отношению к своим подчиненным, сотрудникам, начинающим палеонтологам А. А. Борисяк был прост, доступен, внимателен, но достаточно требователен. Он придавал серьезное значение первым шагам молодого ученого, умел отметить и положительные результаты работы начинающего.

В палеонтологическом исследовании Алексей Алексеевич большое значение придавал интуиции. Но он считал, что для того, чтобы эта интуиция и природное дарование проявились, необходимо произвести большую работу: приглядеться, всмотреться в материал, вчитаться в литературу еще и еще раз, пока не сделаются ясными отдельные видовые признаки и общие очертания вида. Для этого нужна упорная систематическая работа.

Он охотно признавал достижения своих способных учеников, а некоторые работы даже начинающих ученых восхвалял при каждом удобном случае. Помню, например, что одну из первых работ Л. С. Либровича, о своеобразной губке, Алексей Алексеевич ставил постоянно в пример, как образец настоящего научного подхода к исследовательской работе.

С другой стороны, он был выше мелочного самолюбия, свойственного многим, даже крупным, ученым, болезненно реагирующим на пропущенную ссылку на их работы или видящим во всем расхищение своих идей. Напротив, Алексей Алексеевич щедро «раздавал» свои мысли ученикам, которые их развивали, и не боялся потерпеть от этого ущерб. Это и понятно, он был на голову выше своих последователей и шел впереди их. Алексей Алексеевич был настоящим главою «школы». Помню такой случай. Издавая свой «Курс палеофаунистики», задуманный по идее Алексея Алексеевича и преподававшийся отдельно по его инициативе, я по неопытности упустил из виду сослаться в предисловии на то, что

первая попытка этого рода—небольшая конспективная книжка под сходным названием—была написана самим А. А. Борисяком. Алексей Алексеевич, никогда не упоминая об этом, приветствовал мою книгу, и я только после второго издания заметил свою оплошность. В лице Алексея Алексеевича с крупным ученым соединился и крупный человек.

Алексей Алексеевич был очень настойчив и даже педантичен во всем, что касалось научной работы, и обнаруживал постоянную волю в доведении до конца каждого начинания. Следует иметь в виду, что эта воля не сгибалась перед тяжелым недугом, которым Алексей Алексеевич страдал со студенческих лет — туберкулезом. Напротив, он властвовал над ним всю жизнь и покорял его себе, пока в самом конце жизни туберкулезный процесс, распространившись на мозг, не сломил его в короткой борьбе.

Сейчас же по окончании Горного института в 1896 г., уже больной, Алексей Алексеевич отправился работать и лечиться в Крым. Несмотря на принятые меры, туберкулез легких развивался, и летом 1900 г. Алексей Алексеевич слег с высокой температурой. Доктора приговорили его к смерти. Благодаря самоотверженному уходу жены и собственной воле к жизни он поправился, а в дальнейшем педантичным режимом и осторожностью окончательно укрепил свое здоровье. Но через много лет началось ухудшение и выяснился туберкулез почек и позвоночника. Алексей Алексеевич снова стал систематически лечиться. Его смотрел и поставил диагноз известный профессор С. П. Федоров, который демонстрировал его на съезде врачей. Когда С. П. Федорову коллеги задавали вопрос,— сколько может продлиться туберкулез почек в такой стадии, он ответил: самое большое—3 года. Это был второй смертный приговор. Но Алексей Алексеевич не сложил рук, а настойчивое и строгое лечение привело к затуханию процесса. С тех пор он прожил еще более 30 лет. Система лечения и настойчивость в режиме спасли жизнь Алексея Алексеевича и сохранили его надолго для плодотворной работы в науке.

Всякий соприкасавшийся с Алексеем Алексеевичем видел, что он не узкий специалист, интересующийся только палеонтологией, но широко образованный ученый. Он интересовался не только естествознанием, но читал много и по социологии, философии, истории, искусству и литературе, бывал на выставках, литературных дискуссиях и в концертах. В молодые годы он с успехом играл на цитре, выступая на гимназических вечерах, и пел в студенческом хоре «*Gaudeamus*». У него было большое чувство юмора и заразительный смех. Есть одна групповая фотография из экскурсии 1911 г. в Подмосковье, где видно, как от души хохочет Алексей Алексеевич. Этот неослабевающий интерес ко всему живому и позволил ему сохранить до преклонного возраста то «чувство нового», которое отличает всех известных представителей передовой науки.

Чтение литературы и других произведений общей культуры нашло отражение в богатом выразительном языке биографии Ковалевского и других аналогичных произведений. Наконец, широкая начитанность и постоянный интерес к окружающей жизни создали тот широкий кругозор, которым он отличался как руководитель палеонтологической секции в Геологическом Комитете, а затем и Палеонтологического института Академии Наук.

Для А. А. Борисяка как ученого очень характерно, что он был не только выдающимся специалистом-геологом или палеонтологом, но он был мыслителем, естествоиспытателем с определенно выраженным мировоззрением. Дарвинист в палеонтологии, эволюционист в геологии, он всегда отстаивал определенный круг идей и целей в геологических

науках. Поборник точного факта, он никогда не преклонялся перед чистым эмпиризмом. Противник необоснованных теорий, он безидейности описания всегда противопоставлял стройность и последовательность геологического мировоззрения.

Обращаясь ко всему облику Алексея Алексеевича как человека и ученого, отчетливо видишь, что в нем все было подчинено науке; ученым он был прежде всего. Здесь он был непоколебим, строг, принципиален и не терпел никаких послаблений в качестве работы. Всю остальную жизнь он приспособлял к требованиям научной работы. Он был очень далек от дилетантизма или от типа человека, который занимается всем, а между прочим и наукой. Но в то же время Алексей Алексеевич всегда был и чувствовал себя гражданином. Пожертвование всей Сталинской премии на нужды фронта в последние годы жизни как нельзя лучше характеризует его как патриота социалистической Родины.

В настоящее время, когда у нас после исторической речи И. В. Сталина наука поднята на небывалую высоту и когда перед ней открылись необъятные просторы, нам, ученикам, друзьям и последователям А. А. Борисяка, особенно тяжело, что его нет сейчас с нами. Но память о нем еще долго будет вдохновлять нас и согревать наши сердца.

Ю. А. ОРЛОВ

А. А. БОРИСЯК И ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ

Общеизвестно, что палеонтология исторически сложившейся естественной связью соединена со стратиграфией, палеогеографией и другими разделами исторической геологии. Но по своему основному содержанию, в качестве самостоятельной науки о живших когда-то организмах, палеонтология принадлежит к биологическим наукам. Палеонтология позвоночных еще более тесными узами, чем с геологией, связана со многими основными вопросами сравнительной анатомии, функциональной анатомии скелета, эволюционной морфологии, нормальной и патологической гистологии скелета и с другими биологическими науками, к которым она и относится прежде всего. На сложном скелете позвоночного отражены многие самые существенные черты организации животного. При рассмотрении вопросов палеоэкологии это часто дает возможность идти уверенно от организма к среде обитания и освещать ее с большой убедительностью по скелетным остаткам, казалось бы, скудным, сравнительно с живым организмом. Сказанное в особенности характерно для млекопитающих: их скелет отличается прекрасной моделировкой, весьма типичной для разных групп, и подробно изучен у современных представителей, дающих поэтому для понимания их ископаемых предков богатый сравнительный материал. Вполне понятно поэтому, что ископаемые млекопитающие были объектом изучения многих крупнейших палеонтологов, в том числе нашего выдающегося соотечественника эволюциониста В. О. Ковалевского.

А. А. Борисяк приступил к работе над позвоночными после большой предварительной геологической работы, а также работы в области палеонтологии беспозвоночных. Ко времени начала своей работы над позвоночными он написал превосходный курс палеонтологии (часть 1. Беспозвоночные, 1905, и часть 2. Позвоночные, 1906, изд. Сабашниковых), притом не только на уровне фактических данных мировой литературы того времени, но и, в отличие от большинства курсов той поры, интересный по своему эволюционному построению. Над ним, как и над всеми своими учебными пособиями, А. А. Борисяк работал весьма тщательно. Его интересовали функциональная анатомия скелета, с которой он знакомился у П. Ф. Лесгафта, и общие вопросы дарвинизма, на защиту которого он встал в своей статье (1899), направленной против антидарвиновского выступления маститого академика Фаминцына.¹

Таким образом, А. А. Борисяк был подготовлен к палеонтологии позвоночных не только по объему проработанного и прочитанного, но

¹ Первостепенное значение дарвинизма в качестве фундамента, на котором стало возможно развитие палеонтология, как биологической эволюционной науки, А. А. Борисяк подчеркивал и в своей первой работе о пластинчатожабрных моллюсках (1899).

и по своим общим склонностям и вкусам (см. также Орлов, 1944). Поэтому вряд ли можно говорить о «случайности» перехода А. А. Борисяка в его палеонтологической (и вообще научной) работе к палеонтологии позвоночных при находке сарматской фауны млекопитающих в Севастополе; эта случайность была скорее «неосознанной закономерностью», и, вероятно, он, рано или поздно, все равно ушел бы в палеонтологию позвоночных — не на этой, так на другой крупной «находке».

Общий объем работы А. А. Борисяка в палеонтологии позвоночных и вклада, внесенного им в эту своеобразную область палеонтологии, весьма велик. Этот вклад тем более важен для развития нашей отечественной и мировой науки, что в многолетней работе А. А. Борисяка всегда были объединены личная научная работа с большой организационной. Эта последняя, по специфике палеонтологии позвоночных, очень трудоемка и первоначально важна для успеха самой научной работы.

* * *

Если не считать краткой статьи об ископаемом крокодиле из верхнего мела Крыма (1913), то все работы А. А. Борисяка по палеонтологии позвоночных посвящены ископаемым млекопитающим, по преимуществу третичным. Над этим материалом он работал тридцать лет; работая над ним, он отдыхал от постоянной, по существу непосильной для него, с его слабым здоровьем, огромной научно-педагогической, организационной и общественной работы; над этим же материалом А. А. Борисяк думал и о тех общих проблемах палеонтологии, которые он считал основными и завещал созданному им в Академии Наук СССР Палеонтологическому институту.

В палеонтологии позвоночных с именем А. А. Борисяка связано прежде всего изучение и описание обширного фактического материала, давшего совершенно новое освещение истории наземной жизни на территории Азии в кайнозое и одновременно толчок к большим палеонтологическим экспедициям и работам в Центральной Азии.

Сама по себе палеофаунистика не представлялась А. А. Борисяку основной задачей палеонтологии позвоночных (и палеонтологии вообще), хотя в личных беседах он неоднократно говорил, что, быть может, ни в чем эволюция не сказывается так ярко и наглядно, как в смене фаун.

А. А. Борисяка всегда влекла к себе широкая общая картина эволюции земли и жизни, как ее рисовал его любимый учитель А. П. Карпинский. Алексей Алексеевич, естественно, придавал весьма большое значение истории фаун, но не поверхностной, в виде списков видов для стратиграфических целей, часто на основе беглого знакомства с полевыми сборами, а основанной на детальном и углубленном изучении ископаемых остатков, хотя бы на первых порах и фрагментарных. Описания ископаемых остатков должны быть не только точны, но и полноценны в смысле понимания ископаемого (раковины, черепа, зубы, кости) как биологического объекта, на который необходимо уметь смотреть, прежде всего, глазами биолога. Сказанное не следует понимать как ненужность предварительных описаний, статей и заметок о новых фаунах и об отдельных интересных находках и т. д. Наоборот, такая предварительная регистрация необходима, как и более детальная «научная инвентаризация» (А. А. Борисяк 1928). Сам А. А. Борисяк уделял ей много времени (см. список его работ). Без этого, как вообще без накопления фактического материала, невозможно было бы развитие отечественной палеонтологии позвоночных, которое А. А. Борисяк считал весьма важной «очередной задачей русской палеон-

тологии» и которому он посвятил много внимания. На организационной и, я бы сказал, организующей деятельности А. А. Борисяка мы остановимся ниже; предварительное упоминание о ней представляется существенным, так как вопросы и мысли, связанные с постановкой у нас палеонтологии позвоночных в должное и равноправное положение с палеонтологией беспозвоночных (в глазах фактических «хозяев» палеонтологии — геологов), возникли у А. А. Борисяка, несомненно, с самого начала его работы над третичными млекопитающими. По его рассказам, один из его учителей, в то время директор Геологического Комитета, академик Ф. Н. Чернышев указывал ему неоднократно на то, что Комитет не есть место для работы в области палеонтологии позвоночных и что эту работу надо перенести на почву Академии Наук. Таким образом, эти мысли о том, где и как «ставить» палеонтологию позвоночных, были у А. А. Борисяка неразлучны с его собственной научной работой в палеонтологии позвоночных с самого начала этой работы.

До работ А. А. Борисяка, в России существовала почти исключительно «стратиграфическая» палеонтология беспозвоночных, т. е. палеонтологическая служба, имеющая первостепенное народнохозяйственное значение. Отдельные превосходные палеозоологические работы А. П. Карпинского по эласмобранхиям, открытия и раскопки В. П. Амалицкого, серия интересных работ М. В. Павловой и некоторых других с описаниями верхнетретичных млекопитающих Бессарабии и четвертичных Севера России, не меняли общей картины. Но эти работы готовили почву для постановки у нас палеонтологии позвоночных в то положение, которого она явно заслуживала по уже выяснившимся палеонтологическим богатствам нашей необъятной территории, с ее обширными площадями осадочных толщ разнообразного геологического возраста.

*
* *
*

Как отмечено выше, первая крупная заслуга А. А. Борисяка в палеонтологии позвоночных — это обогащение русской палеонтологической науки огромным новым фактическим материалом и, прежде всего, открытием ряда новых фаун из различных горизонтов третичных континентальных отложений нашей обширной страны. Первой по времени опубликованной крупной работой в этом направлении, вошедшей в мировую литературу, была «Севастопольская фауна» (1914—1915), вышедшая, после ряда предварительных сообщений и заметок, в серии «Трудов» Геологического Комитета и давшая ее автору Первую Ахматовскую премию Академии Наук. Для цельности изложения мы приведем краткий обзор работ А. А. Борисяка, посвященных новым фаунам третичных млекопитающих СССР, не в хронологическом порядке работ, а в последовательности геологической хронологии, начиная с наиболее древней фауны.

Наиболее ранняя из этих фаун — индрикотериевая — впервые установлена А. А. Борисяком для Азии и названа так по типичному для нее гигантскому безроговому носорогу, *Indricotherium asiaticum* Borissiak, обнаруженному в олигоцене Казахстана, на побережье озера Челкар-тепиз (Челкар-Денгиз) Актюбинской области, в Тургайской Столовой стране (Тургайской степи) в 1912 г. Индрикотерий представляет своеобразную смесь признаков специализации (гигантизм, удлиненные как у лошадей метакарпальные и метатарсальные кости) и примитивности (просто устроенные коренные зубы, как у древнейших носорогов типа североамериканского эоценового-нижнеолигоценного *Trigonias*; недоразвитый третий вертел бедра). Наряду с «южным слоном», *Elephas*

meridionalis. — это самое крупное наземное млекопитающее. Очень интересен описанный А. А. Борисяком в той же фауне небольшой архаичный носорог — аллацеропс (эпицератерий), возможно, близкий к прямой линии предков более поздних, дошедших до современности носорогов (в отличие от угасших без потомства гигантских индрикотериев). Кроме того, найден совсем мелкий носорог, вероятно из дицератериев (с парными рогами, правым и левым, сидевшими рядом, в отличие от непарных у остальных носорогов). Особенно интересны мелкие формы, совершенно новые — тапироидный *Colodon orientalis* (американская форма) и очень архаичный представитель своеобразных когтистых непарнопалых — халикотериев, *Schizotherium turgaicum* Бог.; примитивные свинообразные — антракотерии; грызуны *Tsagonomys*, *Cricetops affinis* (Arg.). Вся фауна в целом носит азиатский характер, так как не содержит представителей, которые роднили бы ее с одновременной фауной Европы, в то время отрезанной от Азии морским проливом. Возможно даже, что правильнее, опираясь на всю совокупность накопившихся позднее данных (А. А. Борисяк, 1943), характеризовать олигоценовую фауну Азии, как связанную с Северной Америкой.

Открытие А. А. Борисяком в Азии впервые нижнетретичной фауны млекопитающих, имевшей в своем составе североамериканские элементы, представляло не только выдающийся палеозоологический, но и крупный палеогеографический интерес. Впоследствии на северном берегу Аральского моря (А. А. Борисяк, 1943) была обнаружена и описана им в ряде сообщений фауна с гигантскими носорогами — аралотериями (*Aralotherium prochorovi* Бог.), близкая к индрикотериевой, но, видимо, более молодая, хотя все еще олигоценовой эпохи. Аралотерий отличается от индрикотерия большей моляризацией передних коренных зубов и несколько другим характером постановки кисти и стопы конечностей, быть может, приспособленных к более мягкому влажному грунту, чем у индрикотерия.

Раскопки Палеонтологического института на Аральском море, в настоящее время еще не доведенные до конца, дали, помимо аралотерия, другого нового носорога, *Aceratherium aralense* Бог. — возможно, предка неогеновых носорогов, пошедших в своей дальнейшей эволюции в направлении эласмотериев. Эти же раскопки дали, кроме носорогов, серию грызунов: *Palaeocastor* sp., *Steneofiber* sp., *Schaubeumys aralensis* Arg., *Sch. woodi* Arg., *Aralomys gigas* Arg., *Agispelagus simplex* Arg., *Protalactaga borisiaki* Arg., *Eumysodon spurius* Arg., *Eumysodon orlovi* Arg., мелких примитивных жвачных (*Prodremotherium*, *Lophiomeryx*, *Miomeryx*), хищника из семейства кошек, насекомоядного «*Palaeosaptor acridens* Matthew» (известен из олигоцена Монголии).

Следующая по возрасту, более молодая фауна, принадлежащая, вероятно, слоям, переходным от олигоцена к миоцену, была установлена А. А. Борисяком и описана им в ряде сообщений по материалам, добытым Палеонтологическим институтом из местонахождения Асказансор в Голливой степи Казахстана (Бетпақдала). В этой фауне А. А. Борисяком установлены различные носороги, в том числе носорог, близкий к *Rhinoceros tagicus* Роман из Западной Европы, но с более моляризованными премолярами; антракотерии (*Hemimeryx*) и другие, мелкие, парнокопытные; мелкие и крупные хищники (*Amphicyon*, саблезуб и др.). Кроме того, здесь найдены остатки черепов и древесина широколиственных пород. Наиболее богатый материал принадлежит крупному новому халикотерию, *Phyllotillon betpakdalensis* (Flerov), которому посвящена интересная специальная монография — последняя из крупных работ, написанных А. А. Борисяком, вышедшая из печати посмертно (1946).

В Центральной Азии (Китай, Монголия) аналогичной фауны пока не найдено, и общие черты с бетпакдалинской обнаруживает, по мнению А. А. Борисьяка, скорее всего фауна холмов Бугти Южной Азии (Белуджистан, Индостан). Наличие некоторых крупных млекопитающих придает фаунам Бетпакдала — Бугти «олигоценый» характер, и эти фауны, по А. А. Борисьяку, не могут быть моложе перехода от олигоцена к миоцену.

Три упомянутые выше фауны носят, как установил А. А. Борисьяк, явно «азиатско-американский» облик. Иной характер имеет следующая по возрасту нижнемиоценовая фауна, когда, ко времени установления сухопутной связи между Азией и Европой, после исчезновения разъединявшего их вдоль восточного склона Урала Тургайского пролива, уже вымирают гигантские носороги с сопутствующей им фауной грызунов и других мелких млекопитающих, и появляются хоботные — настоящие мастодонты. Из носорогов остаются, с одной стороны, длинноногие, типа *Aceratherium lemanense* Romel, с другой — коротконогие, бегемотоподобные, типа телеоцерасов. Эта единственная до сего времени в СССР настоящая нижнемиоценовая фауна млекопитающих была установлена А. А. Борисьяком из местонахождения в северной части Тургайской степи, по среднему течению реки Джиланчик. Из этой фауны А. А. Борисьяк описал носорогов (*Aceratherium depereti* Bor., *Brachypotherium aurelianense* var. *gailiti* Bor., почти полные скелеты), явно близких к нижнемиоценовым носорогам Западной Европы (Франция); нового мастодонта *Mastodon atavus* Bor., самого примитивного из ряда *Mastodon angustidens* (почти полный скелет); другого примитивного мастодонта *Trilophodon inopinatus* Borisjak et Beljaeva. Кроме перечисленных, палеонтологическими экспедициями Академии Наук СССР здесь добыты остатки других мастодонтов, грызунов, антракотерии, черепахи (*Testudo turgaica* Rjabinin) и др.

Интерес со стороны палеонтологов ко всем этим новым данным был так велик, что первые статьи А. А. Борисьяка были переведены и опубликованы, независимо друг от друга, в Англии и в Америке.

Следующая, более молодая, но ближайшая по возрасту к Джиланчикской — среднемиоценовая фауна станицы Беломечетской, на Северном Кавказе (практически пока единственное в СССР местонахождение фауны млекопитающих этого возраста, если не считать разрозненных находок *Mastodon angustidens*). А. А. Борисьяк в этой установленной им новой для СССР фауне обнаружил новое совершенно необычное семейство хоботных, представленное платибелодоном (*Platybelodon danovi* Bor.) — замечательным мастодонтом с плоскими, лопатообразными бивнями в нижней челюсти и редуцированными в верхней; далее, типичного анхитерия (*Anchitherium aurelianense* Cuvier) и нового представителя миоценовых лошадей (*Paranchitherium karpinskii* Bor.) с более высокой дифференцировкой зубов, соответствующей североамериканскому парагиппусу, но не идентичного ему. Здесь же имеется новый носорог с зачаточным рогом на носовых костях, *Dicerorhinus caucasicus* Bor.; из хищников — крупный амфицион (*Amphicyon*); из грызунов *Palaeocricetus* sp. и *Cricetodon caucasicus* Arg.

Наконец, наиболее молодая из числа подробно изученных А. А. Борисьяком фаун — гиппарионовая фауна из Севастополя, типичная в смысле своего общего состава (трехпалая лошадь — гиппарион, носороги, жирафы, антилопы, газели, виверровые и т. д.), интересна своим ранним для этой фауны геологическим возрастом: она датируется А. А. Борисьяком как среднесарматская, так как была заключена в верхней части среднесарматского известняка. Повидимому, это наиболее древний из известных этапов развития гиппарионовой фауны. В составе севастопольской фауны

А. А. Борисяк установил и изучил следующих млекопитающих: из носорогов — *Aceratherium zernovi* Bor., из лошадиных — особую расу гиппариона — *Hipparion gracile* var. *sebastopolitanum* Bor., из парнопалых — жираффу *Achtiaria expectans* Bor., из антилоп *Tragocerus leskewitschi* Bor. и *Gazella* sp., из хищников — *Ictitherium tauricum* Bor. Среди некоторых своеобразных черт, которые обнаруживает севастопольская фауна, характерен относительно небольшой рост ее представителей.

Для сравнения добытого в Севастополе материала с коллекциями западноевропейских музеев, в 1911 г. А. А. Борисяк предпринял заграничную поездку, во время которой работал в музеях Вены, Мюнхена, Штутгардта, Дармштадта, Парижа, Лондона, Галле, Берлина.

Уже из приведенного беглого обзора фаун, изученных А. А. Борисяком, виден огромный труд, выполненный автором, и то первостепенное значение, которое эти работы имеют для палеонтологии млекопитающих, истории их в Старом Свете, а также для стратиграфии континентальных третичных отложений, столь широко распространенных на огромных пространствах СССР. Завершением этой многолетней планомерно проводившейся работы был общий обзор третичных фаун млекопитающих Союза ССР в превосходной сводке, посвященной автором 25-летию советской палеонтологии и опубликованной в тяжелое для А. А. Борисяка время эвакуации, в период Великой Отечественной войны (1943). Здесь, помимо итогов, приведены интересные сопоставления с теми третичными фаунами Старого Света (главным образом Азии), местонахождения которых гораздо теснее связаны с нашими, чем западноевропейские (к тому же гораздо лучше изученные, чем азиатские). Дается также критика некоторых взглядов на стратиграфические корреляции третичных отложений, приводившихся в последние годы в западноевропейской и североамериканской литературе. Эта небольшая книжка в скромном — военного времени — издании Киргизского Государственного издательства имела заслуженный успех.¹

*
* *

А. А. Борисяку принадлежит ряд остеологических и одонтографических работ, в том числе крупных монографий, посвященных по преимуществу наиболее интересным копытным из состава упомянутых выше фаун. Сюда относятся большие работы, подробные и образцовые по точности описания и сравнения с другими родственными формами, посвященные носорогам (индрикотерий, эпиацератерий, дицерорин), лошадям, мастодонтам, медведям. На некоторых из этих работ, несмотря на их специальный характер, следует остановиться, дабы ознакомиться с теми интереснейшими ископаемыми млекопитающими, которых ввел в науку А. А. Борисяк, и отметить общие черты, объединяющие эти работы.

По хищникам, если не считать небольшой статьи об ископаемом морже с побережья Охотского моря (1930), А. А. Борисяк написал две небольшие (1930, 1931) и одну большую (1932) работы, посвященные новой своеобразной расе пещерного медведя. Материалом послужили пять скелетов, добытых при рытье колодца в 1926 г. около г. Краснодара. По сравнению с типичным крупным пещерным медведем, краснодарский характеризуется не только совсем небольшим ростом (значительно меньше обычного бурого медведя), но и тем, что признаки пещерного медведя у него вы-

¹ Вторым изданием у нас она выпущена совместно с «Каталогом местонахождений третичных наземных млекопитающих СССР», составленным Е. И. Беляевой (1948).

ражены в еще более резкой форме, чем у типичного европейского *Spelaearctos*: еще более укороченная морда, еще большее изменение коренных зубов в направлении всеядности, еще большая (относительная, разумеется) массивность скелета; большая косолапость. Некоторые архаические черты в строении зубов краснодарского медведя не позволяют выводить его непосредственно из обычного европейского *Spelaearctos spelaeus* и побуждают рассматривать как ветвь, берущую начало от общего со *Sp. spelaeus* корня, но в дальнейшем развивавшуюся самостоятельно, вероятно, степную расу пещерных медведей. Такое толкование позволяет объяснить и мелкий рост, позволявший прятаться в траве, и характер зубов, приспособленных преимущественно к растительной пище, и еще одну характерную особенность скелета этого *Sp. spelaeus rossicus*: он не обнаруживает укорочения задних конечностей, свойственного типичному *Sp. spelaeus*. Пересмотр материалов некоторых западноевропейских музеев привел А. А. Борисяка также к выводу о наличии в Западной Европе в четвертичное время наряду с мелкими особями, которые можно рассматривать как результат измельчания *Sp. spelaeus*, быть может, и вызванного дегенерацией, вполне нормальной мелкой расы (возможно — рас), отличной от вышеописанной. Впоследствии, как выяснило изучение А. А. Борисяком материалов из лёсса юга Украины (около Херсона, рисский возраст), степная раса имела довольно широкое географическое распространение (1931).

А. А. Борисяку принадлежит несколько интересных работ по хоботным, именно мастодонтам. Из нижнего миоцена Казахстана описан, совместно с Е. И. Беляевой, серридинтин (*Serridentinus inopinatus* Bor. et Bel. 1928), любопытный своей принадлежностью к группе, выделенной Осборном в этот род по материалам Северной Америки и, таким образом, как оказалось, имевшей в начале неогена весьма широкое географическое распространение. Из других мастодонтов этой же фауны, в общем характеризующихся своей примитивностью, наиболее интересен описанный по почти полному скелету новый мастодонт (*Mastodon atavus* Bor., 1936), один из наиболее архаичных членов ветви *Palaeomastodon* — *Mastodon angustidens*. *M. atavus* занимает как бы промежуточное между ними положение, но по некоторым признакам своеобразной специализации в строении зубов и конечностей и, пожалуй, по крупному росту, не может считаться прямым предком *M. angustidens*. Повидимому, это боковая ветвь, отделившаяся от весьма древней стадии главного эволюционного ствола и, судя по некоторым особенностям коренных зубов и бивней, удлиненным конечностям и росту, приспособленная скорее к степному (лесостепному) образу жизни, в отличие от «водных» или прибрежных форм, характеризующихся уплощенными бивнями и небольшим ростом. Изучение мастодонтов из нижнего миоцена Казахстана вместе с материалами из других областей Азии привело А. А. Борисяка к выводу о полном подтверждении высказанных им ранее предположений (1928) о том, что в начале неогена центральная и южная Азия представляли в торичный центр разветвления этой важной группы хоботных, пришедшей сюда из Африки — первичного центра своего развития. Здесь, на своей второй родине, в течение нижнего и, быть может, среднего миоцена мастодонты дали ряд ветвей, частью вымерших, частью расселившихся по Старому и Новому Свету. Эта концепция А. А. Борисяка впоследствии была принята всеми крупнейшими палеонтологами.

К очень интересным выводам (1928) о существовании в миоцене особой ветви мастодонтов, представлявшей новое, ранее неизвестное направление их эволюции, А. А. Борисяк пришел на основе изучения остатков

одного из двух видов мастодонтов в составе анхитериевой фауны, установленной им на Северном Кавказе (см. выше). Эта новая весьма оригинальная ветвь, развившаяся, по видимому, из предков типа *Phiomia* (из олигоцене Северной Африки), привела к своеобразным мастодонтам, которые, в противоположность подавляющему большинству, пошли по пути не увеличения верхних бивней (как обычно), а их редукции, вплоть до полного исчезновения у платибелодона (*Platybelodon danovi* Бог.).

Платибелодоном А. А. Борисяк назвал этого мастодонта за другую, совершенно необычную особенность — плоскую, лопатообразную форму нижних бивней, образующих вместе с расширенным симфизом нижней челюсти своего рода совок или лопату.

Беломечетская фауна (носороги, лошади, мастодонты и другие наземные млекопитающие) была добыта из морских осадков, куда она попала, очевидно, случайно. О направлении адаптации этого мастодонта приходится судить лишь по морфологическим особенностям, а не по отложениям, в которых он был найден.

Исчезновение верхних бивней доказывает ненужность их животному для защиты или для рытья и пригибания ветвей, как это имело место у других мастодонтов с прогрессивной эволюцией бивней. У него был, видимо, другой, вполне надежный, способ избегать хищников. Все это, по мнению А. А. Борисяка, говорит в пользу того, что этот мастодонт «не последовал за типичными мастодонтами в степи и леса». Огромный, но относительно тонкий ложкообразный нижний ростр был пригоден лишь для мягкого, водянистого грунта. Животное «пошло в обратном направлении от берега реки», чем типичные мастодонты: оно питалось и укрывалось от врагов в воде, а не в лесу. Широкая ложкообразная форма нижнего ростра платибелодона, строение коренных зубов и другие особенности строения подтверждают эту догадку. Этот мастодонт, как и его нижнетретичные предки, не имел хобота и с помощью мускулистой верхней губы, прикрывавшей нижнюю челюсть, захватывал выкапывавшуюся с песком и илом водную растительность, которая сортировалась и прополаскивалась в «ложке» прежде чем пища попадала в рот. Любопытно, что, несмотря на своеобразную специализацию резцов и передней части черепа, коренные зубы платибелодона проходят свою эволюцию совсем так же, как и у потомков других филогенетических ветвей *Phiomia*, составляющих подсемейство *Longirostrinae*. В этом, по мнению А. А. Борисяка, нельзя не видеть подтверждения идеи независимого развития признаков, высказанной впервые В. О. Ковалевским и разработавшейся затем (правда, с доведением иногда до абсурда) главным образом американскими палеонтологами при их филогенетических построениях.

Приведенные здесь палеоэкологические выводы А. А. Борисяка, основанные на изучении северокавказского материала по платибелодону, нашли полное подтверждение при работах американских палеонтологических экспедиций в Центральной Азии, обнаруживших многочисленные остатки платибелодонов в отложениях топей побережий верхнетретичных озер.

Многочисленные работы А. А. Борисяка посвящены носорогам, по которым он был признан лучшим специалистом у нас и за границей (ввиду чего и получал предложения из Американского Естественного исторического музея в Нью-Йорке взять на себя научную обработку сборов по носорогам из Центральной Азии).

Несколько особняком стоит первая, сравнительно небольшая работа А. А. Борисяка, относящаяся к этой, когда-то широко распространенной и многочисленной группе непарнопалых — «О зубном аппарате *Elasmotherium caucasicum* n. sp.» (1914). Она посвящена морфологии зубов этого

до сих пор неполно изученного самого крупного четвертичного носорога, стоящего по своему строению совершенно особняком среди своих сородичей. А. А. Борисяк высказывает в этой работе интересные предположения о возможном значении некоторых особенностей структуры зубов, в частности складчатости их эмали, возможных половых отличиях, а также рассматривает вопросы, связанные со сменой зубов эласмотерия.

Палеогеновым носорогам индрикотериевой фауны посвящены две крупные монографии: одна — эпицератерию (*Epiaceratherium turgaicum* Bor., ныне аллацеропсу, *Allacerops*, 1918) другая — индрикотерию (1923).

В первой детально описывается почти полный скелет этого весьма примитивного носорога, в котором сочетаются признаки типичных носорогов и тапира (шейный и отчасти грудной отдел позвоночного столба); копыта же приближаются к лошадиным, и весь скелет вследствие своей стройности на первый взгляд кажется не носорожьим. Между тем через *Aceratherium*, занимающего — морфологически — промежуточное положение между аллацеропсом (эпицератерием) и типичными носорогами, аллацеропс стоит, повидимому, на прямой линии к дожившим до современности носорогам. Любопытно, что эпицератерий, миниатюрный по сравнению со своим современником и сочленом общей для них фауны — гигантом индрикотерием — принадлежит одному с индрикотерием типу по своим архаично устроенным зубам. По мнению А. А. Борисяка, крупные различия этих двух, столь непохожих друг на друга на первый взгляд носорогов, кроме размеров, т. е. в форме костей и их сочленовных поверхностей, должны быть отнесены на счет в высокой степени своеобразной специализации индрикотерия.

Индрикотерию, кроме ряда предварительных сообщений и статей у нас и в мемуарах французского Геологического Общества (1923), посвящена большая монография в Записках Российской Академии Наук за 1923 г. («О роде *Indricotherium* n. gen.»). Сама работа была закончена значительно раньше (доложена в Академии Наук еще в 1916 г.), начата печатанием в 1917 г., но по обстоятельствам первой мировой войны и периода блокады и гражданской войны закончена печатанием лишь в 1923 г. На основе изучения остеологии на большом материале Академии Наук А. А. Борисяк приходит к выводу, что индрикотерий представляет настоящего носорога, образующего весьма специализованную ветвь среди примитивных представителей обширного семейства носорогов.

С одной стороны, индрикотерий обнаруживает черты сходства не только с древнейшими представителями семейства, но и несет признаки еще более древних форм, чем сами носороги, например гиракодонтов, или даже совсем отдаленных от носорогов, каковы тапиры и их нижнетретичные сородичи — лофиодонты. Таковы зубы индрикотерия, самые примитивные для носорогов, каких до сих пор среди настоящих носорогов не было известно. Примитивны по своим пропорциям и характеру суставных поверхностей и отростков и кости скелета; несмотря на гигантский рост индрикотерия, они относительно стройны и, во всяком случае, еще не приобрели тяжеловесной массивности, обезображивающей новейших представителей носорогов. Это относится и к длинным костям и к «мелким» (карпальные и тарсальные); при этом среди последних наблюдаются в особенности примитивные (тапирообразные) черты.

Наряду с этим характерна специализация в строении конечностей, явно идущих к однопалости с сильной редукцией боковых пальцев, отходящих назад, как у лошадиных, и, как у них, сплюснутых в сагиттальном направлении; «лошадиные» признаки наблюдаются и в строении других костей конечностей, преимущественно карпальных, частью тарсаль-

ных; *trapezoidium* получает совершенно ту же форму, что у гиппариона, только колоссальных размеров. Лошадиное же строение получает нижний конец локтевой кости и т. д. Впрочем «лошадиные» черты лишь частично являются признаками своеобразно конвергирующей с лошадьми специализации, частью же могут быть рассматриваемы как общие примитивные признаки, свойственные еще древнейшим непарнопалым.

Монодактилию индрикотерия также нельзя понимать полностью в том смысле, как у лошадей; некоторые особенности строения кисти, видимо, связаны с гигантизмом животного. Короткие тела позвонков и вертикально стоящие кости колоннообразных конечностей придают индрикотерию несколько слоновобразный облик. Интересно, что именно позвоночный столб обнаруживает наибольшее отклонение от носорожьего типа.

В общем, по всем основным признакам индрикотерий стоит особняком среди других носорогов, и А. А. Борисяк совершенно правильно рассматривает его как обособленную, совершенно своеобразную ветвь носорогов.

Впоследствии, при изучении аралотерия, Алексей Алексеевич вернулся к вопросу о соотношении индрикотерия с другими гигантскими носорогами — белуджитерием и парацератерием — и намечил две линии развития этих сухопутных гигантов: одна из них объединяет *Indricotherium* — *Baluchitherium*, с квадратными брахиодонтными зубами и «монодактилизующими» конечностями; другая — *Paraceratherium* — *Aralotherium*, с треугольной коронкой ложнокоренных и более короткой и широкой ступней (А. А. Борисяк не успел закончить обработку интереснейших материалов с Аральского моря, и доведение этой работы до конца — дело будущего).

Из верхнетретичных носорогов подробнее других А. А. Борисяком были изучены: нижнемиоценовый брахипотерий (*Brachipotherium aurelianense* Nouel, 1927), гиппопотамообразный, коротконогий, с длинным бочонкообразным туловищем и зачаточным рогом на кончике морды, вероятно, обитатель побережья озер и рек (1927), и *Aceratherium depereti* Bog., 1927, стройный и долгоногий, вероятно, хороший бегун. Оба они из нижнего миоцена Казахстана (Тургайская степь Актюбинской области) и оба вполне «западноевропейского облика».

В заключение обзора работ Алексея Алексеевича, посвященных ископаемым носорогам, следует отметить описание довольно полного скелета нового вида дикерорина, *Dicerorhinus caucasicus* Bog. из среднего миоцена Северного Кавказа и в связи с этой работой и небольшую статью о другом, новом, более раннем и мелком виде *Rhinoceros* — из Голодной степи Казахстана (фауна Бетпакадала). Эти два носорога, возможно, лежат на одной прямой линии, ведущей к крупному европейскому *Dicerorhinus schleiermacheri* Каур.

А. А. Борисяк предполагал дать общий обзор истории носорогов с построением филогенетического дерева, отдельные ветви которого изучались им лично с большой скрупулезностью в течение многих лет, притом не только на отечественных, но и на зарубежных материалах. Война и смерть не дали возможности довести эту работу до конца.

Очень интересные данные по эволюции семейства лошадей в Старом Свете в третичное время получены А. А. Борисяком при изучении среднемиоценовых Equidae с Северного Кавказа (1945). Наряду с типичным анхитерием (*Anchitherium aurelianense* Cuvier), впервые устанавливаемым на территории СССР, здесь оказался другой, новый, замечательно интересный трехпалый род лошадей. Он обладал более редуцированными, чем у анхитерия, боковыми пальцами, более редуцированной малой берцовой костью, рядом прогрессивных признаков в костях предплюсны, более

прогрессивными по сравнению с анхитерием зубами, несущими уже признаки высших лошадей. Этот новый род и вид А. А. Борисяк назвал *Paranchitherium karpinskii*. Сопоставление паранхитерия с другими Equidae выяснило наличие очень близкой, но не идентичной ему третичной лошади в миоцене Северной Америки. Там нет анхитерия, но есть морфологически ему очень близкий *Miohippus*; нет паранхитерия, но имеется представляющий по строению своих зубов тот же этап эволюции *Parahippus*. В некоторых деталях паранхитерий, впрочем, архаичнее своего североамериканского аналога парагиппуса, так как имеет еще признаки, оближающие его с анхитерием; с другой стороны, например, по положению своего клика он «перегнал» парагиппуса и приблизился к следующему этапу, который в Северной Америке представлен родом *Merychippus*. Те же особенности обнаруживают некоторые детали строения посткраниального скелета паранхитерия. Таким образом, паранхитерий — совершенно новое звено в родословной лошадей Старого Света, морфологически представляющее тот «шаг вперед», после анхитерия, к новым лошадям, каким в С. Америке был парагиппус после миогиппуса. Ни для анхитерия, ни для паранхитерия в Америке, где по лошадям собран колоссальный материал, нет тождественных родов, и эти оба «европейца» могут и не быть выходцами из Америки — вопреки обычному предположению о том, что лошади Старого Света появились из Нового, где шло развитие основного эволюционного ствола семейства. Это, по мнению А. А. Борисяка, снова, на этот раз вполне конкретно, ставит на очередь вопрос о возможности самостоятельного развития лошадей в Старом Свете, которую полвека назад категорически отрицала М. В. Павлова (1888).

В заключение обзора работ А. А. Борисяка по копытным следует остановиться на его большой последней монографии «Новый представитель халикотериев из третичных отложений Казахстана» (1946). Эта работа представляет интерес, выходящий далеко за пределы непосредственно изученного А. А. Борисяком скелетного материала.

Из всех непарнокопытных, халикотерии, известные в северном полушарии от эоцена до плейстоцена, — самые своеобразные животные, вооруженные огромными когтями вместо копыт; они были величиной от овцы до крупной лошади. Представленные в музеях мира не только фрагментами костей, но и десятками скелетов, — они тем не менее всегда были для зарубежных палеонтологов совершенно загадочны и по происхождению и по образу жизни. А. А. Борисяк дает ответ на эти вопросы на основе изучения новых больших материалов Палеонтологического института (в составе фауны Бетпакадала).

Бетпакадалинский халикотерий — крупное непарнопалое, величиной с рослую лошадь, с небольшой головой на длинной шее, с позвонками, у которых невральная дуга — мощная и с мощными суставными отростками, а тела позвонков — слабые; на длинных четырехпалых передних конечностях самый сильный — второй палец (не третий, как у всех других непарнокопытных); его фаланги образуют мощный крючок-зацепку; задние конечности, сравнительно с передними, короткие и массивные. Зубы явно листовидного типа (а не травоядного, приспособленного для твердых злаков и т. п.). А. А. Борисяк убедительно показывает, что филлотиллон, сохранивший в своих основных, архаических особенностях явно титанотериевые черты строения, всей своей позднейшей, издавна загадочной, экзотикой строения обязан приспособительной пластике, именно приспособлению к питанию листвой и мелкими веточками деревьев; с этим связаны и крюкообразно соединенные фаланги пальцев перед-

ней лапы с громадной когтевой фалангой (цепляние по коре деревьев), и мощь невральных дуг шейного отдела позвоночного столба (при добычании пищи с деревьев — работа по преимуществу разгибателей, т. е. спинных, а не вентральных мышц шеи). Вероятно, именно этот «уход в лес» и дал возможность халикотериям уцелеть до начала четвертичного периода включительно, подобно тому, как в лесах тропической Африки донныне уцелела окапи (*Okaipia*) — архаичная жираффа с короткой шеей (очень близкая к примитивным ископаемым жираффам неогенового времени). Близко же родственные халикотериям титанотерии, оставшиеся в зоне лугов и лесостепи, погибли значительно ранее в неравной борьбе за существование с более прогрессивными и приспособленными к новой обстановке носорогами, лошадьми и другими копытными.

После обстоятельного и вместе с тем сжато изложенного описания строения скелета А. А. Борисяк дает его общую характеристику, сравнивает с другими халикотериями, рассматривает их отношения к другим группам непарнокопытных, в частности к титанотериям, с древнейшими из которых, как выясняется, халикотерии обнаруживают наибольшее родство по признакам наиболее устойчивым и общим для всех халикотериев. Далее А. А. Борисяк показывает несостоятельность существовавшей до сих пор классификации, основанной только на строении зубного аппарата (наличие конвергенции в пропорциях коронки коренных у резко различных по скелету, р а з н ы х филогенетических ветвей Старого и Нового Света); на основе тщательного функционального анализа скелета и зубного аппарата А. А. Борисяк восстанавливает образ жизни халикотериев и дает схему их филогении и классификации.

В этой капитальной работе, выполненной с величайшей тщательностью и опытом превосходного знатока остеологии и геологической истории непарнокопытных, обращает на себя внимание умение А. А. Борисяка видеть ископаемое животное живым в обстановке окружавшей его среды обитания, но отнюдь не по поверхностным общим впечатлениям от общего облика скелета, как это, к сожалению, часто бывает у палеонтологов, а в итоге подробного и продуманного во всех деталях функционального и экологического анализа скелета, на котором отражены и образ жизни и среда обитания.

Большинство монографических работ А. А. Борисяка по млекопитающим — чисто остеологические и одонтографические и не рассматривают, например, миологии ископаемых форм, поскольку о ней вообще можно судить по их скелету и сравнительной миологии современных. Причины этого заключаются в том, что трупный материал по носорогам, тапирам и хоботным практически недоступен. Однако при изучении скелета ископаемых копытных у А. А. Борисяка всегда настольным пособием были атласы и работы по миологии млекопитающих. Но и в пределах допущений о возможном функциональном значении самого скелета, зубов и т. д. А. А. Борисяк предпочитает быть, во избежание необоснованных суждений, осторожным, «академичным» (на первый взгляд — до сухости). Вместе с тем, на этих работах виден и постепенный рост самого А. А. Борисяка и его переход от работ первично описательного характера к исследованиям углубленного типа с широким биологическим содержанием. Для этих последних характерна одна общая черта: А. А. Борисяк никогда не ограничивается изучением данного, непосредственно описываемого животного, хотя бы и очень интересного, а всегда стремится понять и нарисовать его в общем ходе эволюции группы. А. А. Борисяк умеет видеть постепенную адаптивную дивергенцию и отдельных частей скелета, и животных в целом, и адаптивную дивергенцию их филогенетических

ветвей, при постепенном, в борьбе за существование, переходе поколений в новую нишу жизни. Приспособительная пластика халикотериев, по их полной необычности исключительно интересная и с большой убедительностью выясненная А. А. Борисяком, вполне могла бы быть сама по себе предметом специального исследования, которое, возможно, могло бы быть и еще более подробным, чем выполненное Алексеем Алексеевичем (некоторые детали реконструкции связок, мускулатуры). Но именно не она сама по себе, как и во всех работах А. А. Борисяка, была главной задачей автора; таковой он всегда считал разработку ф и л о г е н е з а, как основной и ведущей проблемы, которую палеонтология призвана решить для эволюционного учения своим гигантским документальным историческим материалом. Ведущим и наиболее интересующим А. А. Борисяка всегда является филогенез. В этом отношении очень характерна эта превосходная, к сожалению, последняя монография о халикотериях, которая сама по себе есть научное *sredo* А. А. Борисяка в палеонтологии, но не абстрактное или основанное на материале других авторов, а на весьма конкретном и очень интересном примере собственного исследования. В нем видны взгляды А. А. Борисяка на основную проблематику эволюционной палеонтологии, которые у него твердо установились к концу его жизни. А. А. Борисяк взял пример халикотериев и для своих теоретических, быть может, правильнее сказать, проблемных или «установочных» статей, которые были им написаны незадолго перед кончиной и опубликованы уже посмертно (1944, 1945, 1946, 1947).

В одной из этих статей А. А. Борисяк иллюстрирует последовательность и задачи работы научного изучения ископаемых остатков. Первый этап — морфо-экологический, иначе палеобиологический анализ строения скелета, для оценки и разделения признаков предковых, сохраняющихся у потомков без изменения на всех этапах эволюции, и других признаков, показывающих нарастающую специализацию в процессе приспособления к определенной экологической нише и, следовательно, дающих экологическую характеристику животных, позволяющих восстановить его «биологический тип» и дающих основу для реконструкции.

Эту работу А. А. Борисяк считает подготовительной для основной задачи палеонтолога — восстановления конкретных филогенетических отношений изучаемого ископаемого организма путем сравнительного изучения восстановленных морфо-экологическим анализом представителей данной группы — с определением их места в общем родословном дереве. Направление специализации и ее степень, как две координаты, определяют место каждого организма в этом общем родословном дереве. Возможно более точное, по мнению А. А. Борисяка, установление мест этих точек на ветвях родословного дерева и тем самым выяснение «конкретной филогении» (фактической, т. е. на ископаемых остатках) — важнейшая задача палеонтолога на современном этапе науки. Ископаемые остатки неполны, и одна палеонтология не может дать истории животных и растений, если не будет опираться на совокупность других биологических наук. Но роль палеонтологии, проверяющей филогению историческими фактами, расположенными на огромном протяжении геологических эпох, в этой общей работе биологических наук остается, по мнению А. А. Борисяка, ведущей — при условии перестройки палеонтологии из подсобной геологической дисциплины в крупную биологическую; на пути к этому, по его мнению, находится прежде всего советская палеонтология.

Этот же пример (халикотерий) А. А. Борисяк разбирает и в своем очерке «Основные проблемы эволюционной палеонтологии» (1947). Не останавливаясь здесь на проблемных статьях А. А. Борисяка, относящихся,

естественно, не к одним позвоночным, а к палеонтологии вообще, отметим лишь, что во всех этих статьях А. А. Борисяк настойчиво указывает на проблему филогенеза, как на основную проблему палеонтологии; при этом он подчеркивает, что правильное и полноценное построение филогенеза требует для своего осуществления использования всего объема данных, которыми может располагать палеонтолог как в своей науке, так и во всех смежных.

Написанные в значительной мере с целью пропаганды в пользу создания и организации советской эволюционной палеонтологии и выведения палеонтологии из состояния «служанки геологии» и чисто подсобной «геологической» дисциплины на положение самостоятельной, равноправной с другими науками о жизни биологической науки, эти статьи одновременно являются и пропагандой палеонтологии позвоночных. По указанной в начале настоящей статьи специфике многосторонних биологических связей, палеонтология позвоночных давно выросла и вышла из круга интересов геологии и стала «возрастающе» интересной для зоологии. Но палеонтология позвоночных в силу своей специфики приходится преодолевать ряд больших организационных трудностей. Они часто ставили и ставят палеонтологию позвоночных практически в положение бедной родственницы палеонтологии беспозвоночных. Сюда относятся: второстепенное по сравнению с палеонтологией беспозвоночных (особенно морских) стратиграфическое значение позвоночных, существенных главным образом для стратиграфии континентальных толщ, лишь за последние десятилетия тщательно изучающихся; сложность и дифференцированность строения и физиологии позвоночных; техническая трудность и часто огромная стоимость раскопок позвоночных, последующей лабораторной обработки (препаровки) добытого, реставрации и монтировки скелетов; необходимость постройки специальных больших зданий — музеев и т. д. Сказанное общеизвестно всем, знакомым с постановкой палеонтологической службы и палеонтологических музеев, и А. А. Борисяк в течение многих лет вел упорную борьбу за поддержку и развитие у нас планомерной и организованной постановки работ в области палеонтологии позвоночных, а не работ отдельных ученых-энтузиастов от случая к случаю, по мере отдельных находок.

В настоящее время в Академии Наук СССР в кругу биологических наук имеется созданный А. А. Борисяком Палеонтологический институт с находящимся в его составе музеем, пока более чем скромным по площади, но первоклассным по научным ценностям; у нас уже в течение ряда лет ведутся систематические сборы с крупными раскопками вымерших позвоночных; теперь можно оценить всю сумму энергии, вложенной А. А. Борисяком в организацию этой области палеонтологии, столь интересной и своеобразной по своей специфике и этой же специфике обремененной затруднениями, до сих пор стоящими на пути к нормальному развитию науки.

Началом крупных и планомерных раскопок с последующей технической обработкой сборов в дореволюционное время у нас были работы проф. В. П. Амалицкого (1860—1917), инициативе и энергии которого русская и мировая наука обязана огромным, первоклассной ценности, материалом по верхнепермским пресмыкающимся и земноводным. Как известно, эта «Северодвинская галерея» послужила первичным кристаллизационным центром, около которого постепенно начали накапливаться новые материалы по ископаемым позвоночным, преимущественно наземным. В этом труднейшем на первых порах деле создания организационной основы для палеонтологии позвоночных в 20-х годах этого столетия в Российской Академии Наук в Ленинграде работали рука об руку выдающийся

зоолог-палеонтолог академик П. П. Сушкин, возглавлявший Северодвинскую галерею и научную работу в области палеонтологии земноводных и пресмыкающихся, и А. А. Борисяк — в то время научный сотрудник Геологического Музея Академии Наук, заведывавший так называемым «Остеологическим отделом» и проводивший изучение ископаемых млекопитающих. П. П. Сушкину, выполнившему на материалах Северодвинской галереи ряд превосходных исследований, А. А. Борисяк был обязан всемерной поддержкой на первых порах организации систематических сборов ископаемых позвоночных с постановкой специальных экспедиций, научной обработкой, созданием препараторской лаборатории и т. д. После смерти П. П. Сушкина (1928), к которому Алексей Алексеевич всегда относился с величайшим уважением, весь труд по выведению палеонтологии позвоночных в ряд полноправных наук и все мероприятия по ее усилению в Академии Наук СССР выпали на долю А. А. Борисяка, который сумел объединить около себя ряд преданных делу сотрудников, их силами организовать регулярные экспедиции, положить начало созданию палеонтологического музея. Все эти мероприятия имели свое значение в пробуждении интереса и внимания к палеонтологии позвоночных в последние годы и в молодых Академиях Наук союзных республик (Киев, Баку, Тбилиси, Алма-Ата). Подробное описание всей выполненной в этом направлении А. А. Борисяком работы, перечень экспедиций и т. д., разумеется, невозможны в рамках настоящей статьи. Достаточно сказать, что в одних лишь «палеонтологически немых» третичных отложениях Казахстана экспедициями, снаряженными по инициативе и при содействии А. А. Борисяка, было обнаружено до 100 ископаемых видов млекопитающих, частью расширивших ареалы распространения ранее известных форм (и установивших возраст содержащих их отложений), частью — совершенно новых и представивших в ряде случаев выдающийся палеозоологический интерес. Выдающийся интерес представляют открытые Институтом новые фауны верхнепермских пресмыкающихся и амфибий, содержащие, среди многочисленных новых форм, представителей позвоночных, занимающих промежуточное положение между земноводными и пресмыкающимися, и т. д. и т. д.

За минувшие 30 лет со дня Великой Октябрьской революции, к периоду которых и относятся упомянутые мероприятия и успехи, Палеонтологический институт выполнил на добытых материалах ряд работ, имеющих первостепенное значение в познании эволюции древнейших рыб, земноводных, пресмыкающихся и третичных млекопитающих. Некоторые из этих работ имеют крупное значение для вопросов, связанных с изучением эволюции черепа позвоночных, и других, не говоря уже о палеогеографическом, стратиграфическом, палеоклиматологическом значении той массы позвоночных, которая впервые добыта из разных «горизонтов жизни» Палеонтологическим институтом, или, частично по инициативе и при прямой или косвенной поддержке А. А. Борисяка, работами других учреждений. Эти работы получили высокую оценку у нас и в мировой науке и в области палеонтологии позвоночных выдвинули советскую палеонтологию позвоночных на одно из первых мест в мире.

Политическое и научно-организационное единство огромной территории Советского Союза, не разбитой на куски политическими границами, столь искусственными для науки о земле и жизни, и географическое положение территории Союза между Северной Америкой и в особенности Центральной и Юго-Восточной Азией, с одной стороны, Западной Европой и Африкой — с другой, придают Советскому Союзу совершенно исключительный интерес и значение в вопросах развития, постепенного расселения

и миграций фаун континентальных позвоночных в минувшие геологические эпохи. Это значение нашей территории тем более велико, что на ней находились также, несомненно, и центры эволюции ряда групп позвоночных, что, например, было показано А. А. Борисяком для хоботных. Мы не только являемся обладателями ценнейших материалов по уже открытым фаунам позвоночных, но, вне всякого сомнения, стоим перед обнаружением новых материалов не меньшей важности в уже зарегистрированных местонахождениях и перед обнаружением новых местонахождений, которые неизбежно появятся по ходу и геологосъемочных работ, и специальных поисков местонахождений ископаемых позвоночных.

Это положение обладателей научных материалов, от которых мировая наука ждет ответа на вопросы эволюции ряда групп позвоночных и многие с этим связанные вопросы, — неоднократно отмечалось самим А. А. Борисяком (1928) и зарубежной наукой в самое последнее время („Nature“ 1945, „Bulletin of the Society of Vertebrate Paleontology“ 1947 и др.). В своих докладах, а также в печати (1928, 1938) А. А. Борисяк неоднократно указывал на то, что это обязывает советскую палеонтологию к освоению, организационному и научному, этих ценностей, быстро гибнущих от природных факторов во вскрытых эрозией обнажениях. Солидную постановку палеонтологии позвоночных А. А. Борисяк считал «очередной задачей русской палеонтологии», чему посвятил много лет пропаганды и свой блестящий доклад на 3-м съезде зоологов в Ленинграде в 1927 г. В этом выступлении, вызвавшем овацию, А. А. Борисяк подчеркнул специфику палеонтологии позвоночных, которая вследствие своего второстепенного стратиграфического значения мало интересовала геологию, шла по своему пути самостоятельно, всегда играя главную роль в развитии палеонтологической мысли (1928). Развитие палеонтологии позвоночных А. А. Борисяк считал, таким образом, важным отнюдь не только для ее собственных успехов, но и для создания советской эволюционной палеонтологии вообще.

Вполне понятно, что палеонтологии позвоночных А. А. Борисяк уделил много внимания и в своих научно-популярных статьях, заметках и очерках, посвященных ее успехам и крупнейшим палеонтологам, ее создавшим. По серьезности, живости и увлекательности изложения большинство этих статей и очерков могут считаться образцовыми. В числе биографических очерков на первое место должна быть поставлена книга об основателе эволюционной палеонтологии В. О. Ковалевском (1928).^а Последователь его, А. А. Борисяк первый познакомил широкую научную общественность с нашим выдающимся эволюционистом-палеонтологом. Еще одна черта характерна для этих очерков и статей: в них чувствуется глубокая любовь к своей науке а, отсюда — и преклонение перед ее творцами и корифеями. Все это, наряду с прекрасным языком и художественным изложением, всегда придавало научно-популярным статьям и очеркам Алексея Алексеевича привлекательную силу, столь памятную тем, кого вводил в эту науку А. А. Борисяк. Таков очерк о В. О. Ковалевском. И если Ковалевский был, вслед за Дарвином, основоположником эволюционной палеонтологии, то создание отечественной эволюционной палеонтологии позвоночных, нереальное в России дореволюционной, было выполнено в советское время А. А. Борисяком, работавшим на отечественных материалах и всю свою научную, научно-общественную и организационную почти полувековую неутомимую деятельность посвятившим целиком своей Великой и горячо любимой Родине.

СПИСОК ТРУДОВ А. А. БОРИСЯКА

1897

Заметка о месторождении фосфоритов в России. (СПб., типо-лит. Биркенфельда, 1897), 14 с. Отд. изд.

1899

Введение в изучение ископаемых пелеципод (пластинчатожаберных). Зап. СПб. мин. об-ва, 2 серия, 1899, ч. 37, в. 1, с. 1—144, 61 фиг.

Геологические исследования в западной части Изюмского уезда Харьковской губ. (Предварительный отчет). Изв. Геол. ком., 1899, т. 18, № 3, с. 139—150.

Витализм и теория познания. (По поводу книги академика А. С. Фаминцына: «Современное естествознание и психология». Издание журнала «Мир божий», 1898). Научн. обзор., 1899, кн. 4, с. 793—799.

1900

Геологические исследования в Изюмском и Павлоградском уездах. (Предварительный отчет). Изв. Геол. ком., 1900, т. 19, № 2, с. 55—63, 1 рис., 1 табл.

Последние исследования В. А. Наливкина в Изюмском уезде. (Предварительный отчет на основании полевого журнала В. А. Наливкина). Изв. Геол. ком., 1900, т. 19, № 10, с. 463—466.

1901

Заметка об ауцеллах из нижнепермских отложений Крыма. Изв. Геол. ком., 1901, т. 20, № 5, с. 279—283, 1 вкл. л. табл.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1901, т. 20, № 3, с. 103—105. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета за 1900 год).

1902

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1902, т. 21, с. 83. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета за 1901 год).

1903

Тектоника северо-западной окраины Донецкого кряжа. Тр. Варш. об-ва естествоисп. Отд. биол., 1903, год 14, с. 1—4.

Ueber die Tektonik des Donetz-Höhenzuges in seinen nordwestlichen Ausläufern.— Zbl. f. Min., Geol., Paläont., 1903, № 20, S. 644—649, I Kartenskizze.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому исследованию Европейской России. Изв. Геол. ком., 1903, т. 22, № 4, с. 252—256. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета за 1902 год).

1904

Pelesuroda юрских отложений Европейской России. Вып. 1. Nuculidae. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 11, 1904, 49 с., 3 фиг., 3 вкл. л. табл.

Об остатках ракообразных из нижнемеловых отложений Крыма. Изв. Геол. ком., 1904, т. 23, № 8, с. 411—423, 1 вкл. л. табл.

Тератолого-конхиологические заметки. Изв. АН, 5 серия, 1904, т. 20, № 4, с. 135—144, 5 рис.

То же. Тр. Зоол. лаб. Биол. ст. Севаст. (1904), № 8, с. 1—10, 5 рис.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1904, т. 23, № 1, с. 18—21. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета за 1903 год).

1905

Геологический очерк Изюмского уезда и прилегающей полосы Павлоградского и Змиевского уездов. Северо-западная окраина Донецкого кряжа по наблюдениям В. А. Наливкина и собственным. Тр. Геол. ком., нов. серия, вып. 3, 1905, 423 с., 14 рис., табл., 1 вкл. л. карта.

Курс палеонтологии. Ч. 1. Беспозвоночные. М., Сабашниковы. 1905, VIII, 368 с., 234 рис.

Pelecypoda юрских отложений Европейской России. Вып. 2. Arcidae. Тр. Геол. ком., нов. серия, вып. 19, 1905, 63 с., 4 вкл. л. табл.

Pelecypoda черноморского планктона. Изв. АН, 5 серия, 1905, т. 22, № 4—5, с. 135—166, 20 рис., табл.

О горных обвалах близ Алупки в Крыму. В кн. Памяти И. В. Мушкетова. Сборник статей по геологии, изданный друзьями и учениками И. В. Мушкетова под ред. К. И. Богдановича и А. П. Герасимова. СПб., тип. Стасюлевича, 1905, с. 195—221, 3 рис.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1905, т. 24, № 10, с. 24—26. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета за 1904 год).

1906

Курс палеонтологии. Ч. 2. Позвоночные. М., Сабашниковы, 1906, VI, 394 с., 175 рис.

Pelecypoda юрских отложений Европейской России. Вып. 3. Mytilidae. Тр. Геол. ком., нов. серия, вып. 29, 1906, 35 стр., 2 вкл. л. табл.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1906, т. 25, № 1, с. 25—28. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета за 1905 год).

(Ответ на запрос штаба Одесского военного округа относительно устройства водоснабжения в г. Севастополе). Изв. Геол. ком., 1906, т. 25, № 6, с. 75—77. Протоколы.

1907

(Памяти Н. А. Соколова). Изв. Геол. ком., 1907, т. 26, № 2, с. 11—15, портр.

О грязевой сопке близ Владиславовки в Крыму. Изв. Геол. ком., 1907, т. 26, № 3, с. 34—36. Протоколы.

(Отчет об исследованиях, производившихся в пределах VIII или Крымо-Кавказской области в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1907, т. 26, № 1, с. 54—56. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета в 1906 году).

1908

Фауна донецкой юры. 1. Cephalopoda. Тр. Геол. ком., в. 37, 1908, 94 стр., 10 вкл. л. табл., 1 рис.

(Библиография по геологии окрестностей Севастополя). Изв. Геол. ком., 1908, т. 27, № 6, с. 192. Протоколы.

(О новом местонахождении остатков млекопитающих в сарматских отложениях Крыма). Изв. Геол. ком., 1908, т. 27, № 7, с. 214—215. Протоколы.

К вопросу о тектонике северо-западной окраины Донецкого кряжа. Там же, с. 459—472.

(Геологическое строение района проектируемой линии железной дороги Ялта — Бахчисарай). Изв. Геол. ком., 1908, т. 27, № 10, с. 249—254. Протоколы.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымо-Кавказской области, производившихся в связи с работами Геологического комитета по составлению общей гео-

логической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1908, т. 27, № 2, с. 78—81. (Отчет о состоянии и деятельности Геологического комитета в 1907 году).

Pelecypoda du plankton de la Mer Noire. Bull. sci. Fr. Belg., 1908, t. 42, p. 149—184, 20 fig.

Реф.: W a g e n, L. Die Lamellibranchiaten der Pachycardientuffe der Seiser Alm. Abh. K. K. Geol. Reichsanst. 1907, Bd. 18, H. 2, Изв. Геол. ком., 1908, т. 27, № 2, с. 1—3 (Рефераты).

Реф.: A n t h o n y, R. Influence de la fixation pleurothetique sur la morphologie des mollusques acéphales dimyaires. Ann. Soc. Nat., 1905, (9), I, p. 165—396.— ibidem, p. 4—8.

1909

Pelecypoda юрских отложений Европейской России. Вып. 4. Aviculidae. Тр. Геол. ком., нов. серия, в. 44, 1909, 26 с., 2 вкл. л. табл.

О фауне юрских отложений Байсун-Тай. Тр. Геол. и мин. музея, 1909, т. 3 (в. 2), с. 43—76, 4 вкл. л. табл.

Pseudomonotis ochotica Tell. крымско-кавказского триаса. Изв. Геол. ком., 1909, т. 28, № 2, с. 87—102, 1 вкл. л. табл.

(Отчет об исследованиях вдоль южного берега Крыма между Ялтой и Алуштой, в пределах VIII или Крымско-Кавказской области, производимых в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому изучению Европейской России). Изв. Геол. ком., 1909, т. 28, № 4, с. 247—250. (Отчет о деятельности Геологического комитета за 1908 год).

(Памяти С. Н. Никитина. Некролог). Изв. Геол. ком., 1909, т. 28, № 10, с. 10—16.

(Палеонтологические раскопки в Севастополе). Крым. вестн., 1909, 11/VI, № 147.

1910

Об остатках личинок пелеципод из спаниодонтовых слоев Кавказа. Ежег. геол. и мин. Росс., 1910, т. 12, в. 1—2, с. 38—40, 3 рис.

Ueber die Embryonalschalen der Pelecypoden aus den Spaniodontschichten im Kaukasus. I b i d e m, S. 40—42.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымско-Кавказской области между Алуштой и Судаком, производившихся в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1910, т. 29, № 2, с. 72—74. (Отчет о деятельности Геологического комитета за 1909 год).

Об исследовании причин оползания земли на 933—934 верстах главной линии Курск-Севастополь (Доклад). Изв. Геол. ком., 1910, т. 29, № 7, с. 162. Протоколы. (Совместно с К. К. Фохтом).

О возможности проникновения нечистот в буровые скважины в г. Севастополе. Изв. Геол. ком., 1910, т. 29, № 10, с. 312—313. Протоколы. (Совместно с К. К. Фохтом).

Ueber die Juraablagerungen des Höhenzuges Bajssun-Tau in Ost-Buchara. Zbl. f. Min., Geol., Paläont., 1910, № 10, S. 303—307.

1911

О севастопольской фауне млекопитающих. Изв. АН, 6 серия, 1911, т. 5, № 4, с. 241—250, 5 рис.

Ueber die Säugtierfauna Sebastopols. Zbl. f. Min., Geol., Paläont., 1911, № 17, S. 548—555, 3 fig.

Записка об исследованиях, произведенных по поручению Геологического комитета с 9 по 16 июня 1910 года на 933/4 верстах Курско—Харьково—Севастопольской железной дороги для выяснения причин сползания пути и мер, какие следует принять для их устранения. Изв. Геол. ком., 1911, т. 30, № 2, с. 51—57. Протоколы. (Совместно с К. К. Фохтом).

Записка об исследованиях, произведенных по поручению Геологического комитета в июне 1910 года для выяснения причин затопления подвального помещения Севастопольского железнодорожного училища и указания способов к устранению этого затопления. Т а м ж е, с. 58—59. (Совместно с К. К. Фохтом).

Записка о результатах работ, предпринятых на 933/4 верстах главной линии Курско—Харьковско—Севастопольской железной дороги для выяснения причин сползания пути и мер, какие следует принять для его прекращения. Т а м ж е, с. 60—65, 1 вкл. л. табл. (Совместно с К. К. Фохтом).

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымско-Кавказской области, производившихся в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1911, т. 30, № 3, с. 167—169. (Отчет о деятельности Геологического комитета за 1910 год).

1912

Доклад присутствию Геологического комитета о рассмотренных материалах по вопросу об осадке пути на 933/4 верстах Курско — Харьковско — Севастопольской железной дороги. Изв. Геол. ком., 1912, т. 31, № 3, с. 58—65, 1 план на вкл. л. Протоколы. (Совместно с К. К. Фохтом).

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымско-Кавказской области, производившихся в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1912, т. 31, № 1, с. 34—35. (Отчет о деятельности Геологического комитета за 1911 год).

Исследование подземных вод южного берега Крыма. Крым. вестн., 1912, 2/VII, № 167.

1913

Об остатках крокодила из верхнемеловых отложений Крыма. Изв. АН, 6 серия, 1913, т. 7, № 10, с. 555—558, 1 рис.

(Отчет об исследованиях в пределах VIII или Крымско-Кавказской области, производившихся в связи с работами Геологического комитета по составлению общей геологической карты и систематическому описанию Европейской России). Изв. Геол. ком., 1913, т. 32, № 1, с. 28. (Отчет о деятельности Геологического комитета за 1912 год).

1914

Севастопольская фауна млекопитающих. Вып. 1. Тр. Геол. ком., нов. серия, в. 87, 1914, XII, 104 с., 10 вкл. л. табл., 13 рис.

О зубном аппарате *Elasmotherium caucasicum* n. sp. Изв. АН, 6 серия, 1914, т. 8, № 9, с. 555—584, рис., 2 вкл. л. табл.

О *Pseudomonotis (Eumorphotis) lenaensis* Lah. sp. (—*Hinnites lenaensis* Lah). Тр. Геол. муз., 1914, т. 8, в. 6, с. 141—152, 1 рис., 1 вкл. л. табл.

Об издании «Геология России». Изв. Геол. ком., 1914, т. 33, № 6, с. 224—227. Протоколы. (Совместно с Н. И. Андрусовым и А. В. Нецаевым).

1915

Севастопольская фауна млекопитающих. Вып. 2. Тр. Геол. ком., нов. серия, в. 137, 1915, 47 с., 3 вкл. л. табл.

Об остатках *Epiacceratherium turgaicum* n. sp. Изв. АН, 6 серия, 1915, т. 9, № 8, с. 781—787, 1 рис.

Записка о причинах сползания почвы на 95-й версте крымских шоссе и о мерах для борьбы с этим явлением. Изв. Геол. ком., 1915, т. 34, № 5, с. 255—263, 2 вкл. л. табл. Протоколы.

Памяти Л. И. Лутугина. Изв. Геол. ком., 1915, т. 34, № 10, с. 13—15.

Об индрикотерии (*Indricotherium* n. gen.). Геол. вестн., 1915, т. I, № 3, с. 131—134, 2 рис.

Новый экземпляр динозавра. Природа, 1915, февраль стб. 317, 1 рис.

Новые находки остатков наземных млекопитающих в третичных отложениях России. Природа, 1915, сентябрь, стб. 1135—1147, 8 рис.

1916

Геологическая карта северо-западной окраины Донецкого края (Июмского уезда и прилегающей полосы Павлоградского и Змиевского уездов). Тр. Геол. ком., нов. серия, в. 153, 1917, 7 с., 5 рис., 3 вкл. л. карт. (Совместно с Н. Н. Яковлевым).

О зубном аппарате индрикотерия. Изв. АН, 6 серия, 1916, т. 10, № 5, с. 343—348, 4 рис.

Записка об исследовании оползния на 7-й версте Алуштинского шоссе и о мерах борьбы с ним. Изв. Геол. ком., 1916, т. 35, с. 111—117. Протоколы. (Совместно с С. Н. Михайловским).

Записка о результатах исследования оползней на 8-й версте Алуштинского шоссе и о мерах борьбы с ними. Там же, с. 118—125, 1 вкл. л. план (Совместно с С. Н. Михайловским).

Записка об исследовании причин оползания почвы на 100-й версте крымских шоссе и о мерах борьбы с этим явлением. Там же, с. 126—131, 1 вкл. л. план. (Совместно с С. Н. Михайловским).

О находках Ч. Уолькотта в кембрийских отложениях Канады. Природа, 1916, № 3, стб. 309—322, 13 рис.

К юбилею А. П. Карпинского. Природа, 1916, № 12, стб. 1457—1462, портр.

L'Indricotherium n. gen., *Rhinoceros gigantesque* du Paléogène d'Asie. C. R. Acad. Sci., Paris, 1916, t. 162, № 14, p. 520—522.

1917

Донецкая юра. Геол. ком. 1917, 18 с., 12 рис., 2 вкл. л. табл. (Геология России под общ. ред. А. П. Карпинского, т. 3. Мезозойская группа. Ч. 2, Юрская система, в. 3). Pelecypoda юрских отложений Европейской России. Вып. 5. Pectinidae. Тр. Геол. ком., нов. серия, в. 143, 1917, 58 с., 4 вкл. л. табл. (Совместно с Е. В. Ивановым).

Остеология индрикотерия. Изв. РАН, 6 серия, 1917, т. 11, № 4, с. 287—299, 18 рис.

Реф.: Механика конечностей копытных. Gregory, W. K. Notes on the limbs in hooved animals. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1912, v. 22, p. 267—294. Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1917, т. 1, с. 63—73, 3 фиг.

1918

Остеологии *Epiaceratherium turgaicum* nov. sp. Русск. палеонт. об-во, Монографии. I, 1918, 84 с., 17 рис., 3 вкл. л. табл.

Об остатках лофодонтной формы из индрикотериевых слоев Тургайской области. Изв. РАН, 6 серия, 1918, т. 12, № 13, с. 1319—1322, 1 рис.

On the remains of a Lophiodontoid Ungulate from the Oligocene deposits of Turgai. Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1918, т. 2 (1917), с. 27—31, рис.

Успехи изучения палеонтологической фауны млекопитающих в Южной Азии. Там же, с. 95—103, рис.

Владимир Онуфриевич Ковалевский. (К тридцатипятилетию со дня смерти). Природа, 1918, № 1, стб. 27—46, портр., 4 рис.

О палеогеографической карте. Природа, 1918, № 2—3, стб. 119—138, 6 рис.

Геологический институт. Там же, стб. 211—212.

Реф.: Павлова, М. В. Находки *Elasmotherium sibiricum* в Ставропольской губ. и др. местах. Зап. Геол. отд. Об-ва люб. ест., антроп. и этногр., т. 5, с. 67—80.— Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1918, т. 2 (1917), с. 10.

Реф.: Алексеев, А. К. Фауна позвоночных д. Ново-Елизаветовки. 1916. Там же, с. 110—111.

1919

Курс палеонтологии. Ч. 3. Палеофаунистика и руководящие ископаемые. Вып. 1 Палеофаунистика. Пг., Сабашниковы, 1919, VIII, 58 с.

Об остатках *Chalicotherioidea* из олигоценовых отложений Тургайской области. Изв. РАН, 6 серия, 1919, т. 13, № 12—15, с. 687—710, 1 вкл. л. табл.

О древнейших строителях морских рифов. Природа, 1919, № 7—9, стб. 315—328, 5 рис.

Памяти Кювье. 1769—1832. (По поводу полуторавековой годовщины дня рождения). Природа, 1919, № 10—12, стб. 421—432, 2 портр., 4 рис.

1921

О нижней челюсти маленького носорога из индрикотериевых слоев Тургайской области. Изв. РАН, 6 серия, 1921, т. 15, № 1—18, с. 397—402, 1 рис.

Памяти Иоржа Кювье. 1769—1832. (К 150-летию со дня рождения). Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1921, т. 3 (1918—1921), с. III—VIII.

The remains of *Chalicotherioidea* from the Oligocene deposits of Turgai. I b i d e m, p. 43—51, fig., tabl.

Соколов, Д. Н. (Некролог). Там же, с. 144.

Ржонсницкий, А. Г. (Некролог). Там же, с. 144—145.

Реф.: Krystofovitch, A. On the Cretaceous flora of Russian Sakhalin. J. of the College of science imp. University of Tokio, 1918, XL, art. 8. Там же, с. 130—131.

Реф.: Рябинин, А. Н. Ископаемые львы Урала и Поволжья. Тр. Геол. ком., нов. серия, 1919, т. 168. Там же, с. 131.

Реф.: Иякитин, С. Cephalopoda Московской юры. Тр. Геол. ком., нов. серия, 1920, в. 70 (1916). Там же, с. 131—132.

1922

Курс исторической геологии (Геологические периоды). Пг., Гос. изд., 1922, XVI, 452 с.

Курс исторической геологии (Геологические периоды). Атлас. Пг., Гос. изд., 1922, 1 с., 21 карта, 44 разр.

Происхождение континентов и океанов. Природа, 1922, № 1—2, стб. 13—32, 7 рис.

Пути исторической геологии. Природа, 1922, № 3—5, стб. 49—60.

(Предисловие). В кн. Геологический и минералогический музей Российской Академии Наук. 2. Геологическое отделение. Краткая памятка. Пг., РАН, 1922, с. 1—11.

Реф.: Walcott, Ch. Notes on structure of *Neolenus*. Smithsonian miscellaneous collections, 1921, v. 67, N 7. Природа, 1922, № 6—7, стб. 108—110.

1923

Геологический очерк Сибири. Пг., Сабашниковы, 1923, VIII, 140 с., 13 рис., 10 карт, 1 портр. на вкл. л.

О роде *Indricotherium* n. g. (сем. Rhinocerotidae). Зап. РАН, ОФМ, 8 серия, т. 35, № 6, 1923, IV, 128 с., 15 рис., 11 вкл. л. табл.

Об остатках Anthracotheriidae из индрикотериевых слоев. Изв. РАН, 6 серия, 1923, т. 17, № 1—18, с. 103—110, рис.

Реконструкция индрикотерия. Там же, с. 111—114, рис.

Sur un nouveau représentant des rhinocéros gigantesques de l'oligocène d'Asie. *Indricotherium asiaticum* n. gen. n. sp.—Mém. Soc. geol. Fr., 1923, t. 25, fasc. 3, N 59, p. 1—16, 2 figs., 3 tables.

Китайская геология. Природа, 1923, № 7—12, стб. 100—103.

Реф.: Kober, L. Der Bau der Erde. Berlin, 1921. Там же, стб. 156—159.

1924

Об окаменелостях и об истории жизни на земле. В кн. Происхождение животных и растений. Сборник популярных статей. Под ред. С. А. Зернова. М., Гос. изд., 1924, с. 217—244, 15-рис., 1 табл.

Остеологический отдел. В кн. Путеводитель по Геологическому и минералогическому музею Российской Академии Наук. 1. Геологическое отделение. Л., РАН, 1924, с. 6—42, 15 рис.

Теория геосинклиналей. Изв. Геол. ком., 1924, т. 43, № 1. с. 1—14.

Indricotherium and *Baluchitherium*. Докл. РАН, А, 1924, июль — сентябрь, с. 148—149.

Новые материалы по подсем. Indricotheriinae Boriss. (*Baluchitheriinae* Osb.). Изв. РАН, 6 серия, 1924, т. 18, № 1—11, с. 127—150, 3 рис.

Ueber die Unterfamilie Indricotheriinae Boriss.-Baluchitheriinae Osb. Zbl. f. Min., Geol., Paläont., 1924, N 18, p. 571—575. Fig.

«Индрикотерий». Чел. и прир., 1924, № 4, с. 313—332, 5 рис.

1925

Николай Иванович Андрусов. Научн. работник, 1925, кн. 2, с. 84—90.

Николай Иванович Андрусов (Некролог). Изв. РАН, 6 серия, 1925, т. 19, № 6—7, с. 133—140, 1 портр. на вкл. л.

Новая эра в палеонтологии позвоночных. Природа, 1925, № 4—6, стб. 33—46.

Геологический музей Академии Наук в русской геологии. Природа, 1925, № 7—9, стб. 103—116, илл.

Монтировка индрикотерия (в Геологическом музее Академии Наук СССР). Там же, стб. 243—244.

1926

Из истории палеонтологии (Идея эволюции). Л., Гос. изд., 1926, 37 с., 5 портр. Геология и палеонтология. В кн. Юбилейный сборник (Ленинградского горного института). 1773—1923. Л., Горн. ин-т, 1926, с. 103—111.

On the lower jaw of a small rhinoceros from the Indricotherium beds of Turgai region. Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1926, т. 4 (1922—1924), с. 39—44, фиг.

По поводу празднования 150-летия Горного института. Природа, 1926, № 3—4, стб. 49—64, 3 рис.

XIV Международный геологический конгресс в Мадриде. Научн. работник, 1926, № 10, с. 77—85.

Карта: Геологическая карта Крыма, составленная в 1910 г. под общей ред. К. К. Фохта. Масштаб 10 в. в 1 дюйме. Л., Гос. карт. ин-т НТУ ВСНХ СССР, 1926. 1 л. (Совместно с Н. И. Андрусовым и К. К. Фохтом).

1927

Геология и палеонтология. В кн. Академия Наук Союза Советских Социалистических Республик за десять лет. 1917—1927. Л., АН СССР, 1927, с. 30—38, 19 диагр.

On the *Paraceratherium*. Докл. АН СССР, А, 1927, № 1, с. 1—2.

On the *Brachytherium* from the Jilančik — beds of Turgai. Докл. АН СССР, А, 1927, № 6, с. 93—94.

Brachytherium aurelianense Nouel, var. nov. *Gailiti*, from the miocene deposits of the Turgai region.— Изв. АН СССР, 6 серия, 1927, т. 21, № 3—4, с. 273—286, 1 вкл. л. табл.

Aceratherium Depereti n. sp. from the Jilančik beds. Изв. АН СССР, 6 серия, 1927, т. 21, № 9—11, с. 769—786, 2 вкл. л. табл.

О зубном аппарате *Paraceratherium*. Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1927, т. 6 (1926), с. 104—105.

Тектоника Азии. Статьи 1—2. Природа, 1927, № 4, стб. 245—266, рис.; № 12, стб. 941—958, рис.

(Ш. Уолкотт (Ch. D. Walkott). Некролог). Природа, 1927, № 5, стб. 408—409.

Неделя русской науки (Russische Naturforscher-Woche) в Берлине. Природа, 1927, № 9, стб. 737—739.

(Ог (Emil Haug). Некролог). Природа, 1927, № 10, стб. 828—829.

Палеонтологические раскопки в СССР. Научн. работник, 1927, № 9, с. 21—27.

Рэф.: Павлова. M. Nouvelles données scientifiques sur la position de l'*Hipparion*. Bull. Soc. Nat., Moscou 1924, p. 313—328, 1925, p. 61—75. Ежегодн. Русск. палеонт. об-ва, 1927, т. 6 (1926), с. 113.

Рэф.: Павлов, А. П. Неогеновые и послетретичные отложения южной и восточной Европы. Сравнительная стратиграфия пресноводных отложений. Мемуары Геологического отделения Общ. люб. ест., антр. и этногр., в. 5, 1925, 146 с., 8 табл. Там же, с. 115.

1928

В. О. Ковалевский. Его жизнь и научные труды. Л., АН СССР, 1928, 135 с., 6 рис. 2 вкл. л. портр. АН СССР, Тр. комиссии по истории знаний, 5.

О *Platybelodon Danovi* n. gen. n. sp.— новом мастодонте из чокракских отложений Кубанской области. Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1928, т. 7 (1927), с. 105—120, 1 табл., 2 рис.

Сергей Николаевич Михайловский. Изв. Геол. ком., 1928, т. 47, № 6, с. 581—587. (Совместно с Н. Ф. Погребовым).

Очередная задача русской палеонтологии. (Автореферат). В кн. Труды Третьего всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов в Ленинграде 14—20 декабря 1927 г., Л., Гл. упр. научн. учр., 1928, с. 27.

Новые материалы по русским мастодонтам. Там же, с. 100. (Совместно с Е. И. Беляевой).

Вильгельм Браунка. 1844—1928. (Некролог). Изв. АН СССР, ОФМ, 7 серия, 1928, № 3, с. 203—204.

Trilophodon (Serridentinus?) inopinatus n. sp. from the Jilančik beds of the Turgai region. I b i d e m, p. 241—252, Tbl. (In collaboration with E. I. Bělajeva).

Будьте осторожны с находками ископаемых костей. Геол. вестн., 1928, т. 6, № 1—3, с. 36—37.

Ог и Кайзер. (Некролог). Там же, с. 90—91.

Новое ископаемое из докембрийских (?) отложений. Природа, 1928, № 2, стб. 179—180.

Очередная задача русской палеонтологии. Природа, 1928, № 4, стб. 369—384, 1 карта.

Петр Петрович Сушкин. (1868—1928). Человек, 1928, № 2—4, с. 241—245, 1 портр. Géologie et paléontologie. L'Académie des Sciences de l'Union des Républiques Soviétiques Socialistes. 1917—1927. Leningrad, Acad. Sci. URSS, 1928, p. 31—40.

1929

Задачи Академии Наук СССР в области геологических дисциплин. Л., АН СССР, 16 с. (Совместно с А. Д. Архангельским, В. И. Вернадским и др.).

Геликоприон. БСЭ, т. 15, 1929, стб. 71—72.

Геосинклиналь. Там же, карта, стб. 401—404.

Гесперорнис. Там же, т. 16, 1929, стб. 511.

- Гиена пещерная. БСЭ, т. 15, 1929, стб. 786.
 Отто Иекель. 1863—1929. Некролог. Изв. АН СССР, ОФМ, 7 серия, 1929, № 9, с. 771—775, с приложением списка работ Отто Иекеля 100 назв.
 Новая находка динозавров в мезозое Центральной Азии. Природа, 1929, № 3, стб. 260.
 Новые материалы по ископаемым позвоночным в СССР. Там же, стб. 260—261, 1 рис.
 Находка дельного скелета мастодонта. Хочу все знать, 1929, № 6, с. 169, 3 рис.
 Einige Fortschritte der russischen Paläontologie auf dem Gebiete der Wirbeltiere. Die Naturwissenschaft in der Sowjet-Union. Vorträge ihrer Vertreter während der Russischen Naturforscherwoche in Berlin. 1927. Berlin, Ost-Europa Verlag. 1929, S. 64—76. 7 Abb.
 On a new direction in the adaptive radiation of mastodons. Palaeobiologica, 1929, Bd. 2, Lief. 1—3, S. 19—33, 3 Tbl., 4 Fig.

1930

- W. Kowalewsky, sein Leben und sein Werk. Wien u. Leipzig. Hain, 1930, 126 S., 3 Portr. (Verzeichnis der wissenschaftlichen Arbeiten von W. O. Kowalewsky, S. 256). (Palaeobiologica. Jg. 3, Bd. 3, Lief. 3, Kowalewsky — Gedenkschrift, hrgs. O. Abel).
 Русские охотники за ископаемыми. В кн. Штернберг, Ч. Г. Жизнь охотника за ископаемыми. Перевод с англ. Т. Л. Хитрово под ред. проф. А. Н. Рябникова. М. Л., Гос. изд., 1930, с. 239—289, 13 рис.
 Работы П. П. Сушкина в области палеозоологии позвоночных. Тр. Геол. муз. АН, 1930, т. 6, с. 1—8.
 Ископаемый морж с Охотского побережья. Ежег. Русск. палеонт. об-ва, 1930 т. 8 (1928—1929), с. 1—18, 1 табл.
Ursus spelaeus rossicus nov. n. Докл. АН СССР, А, 1930, № 5, с. 102—104.
 Шарль Депере. (Некролог). Докл. АН СССР, А, 1930, № 22, с. 583—585.
 Гиппарион. БСЭ, т. 17, 1930, стб. 72.
 Гиппуриты. Там же, стб. 84.
 Гиракотерий. Там же, стб. 91.
 Глиптодонты. Там же, стб. 238—239.
 Годри. Там же, стб. 388.
 Гонитатиты. Там же, стб. 624.
 Граптолиты. Там же, т. 18, 1930, стб. 824.

1931

- Курс исторической геологии. Изд. 2. М.—Л., ГНТИ, 1931, 440 с., 20 вкл. л. палеогеографических карт.
 Драконова пещера близ Миксница в Штирии. Природа, 1931, № 11, стб. 1091—1114, 11 фиг.

1932

- Александр Петрович Карпинский. (К 85-летию со дня рождения). Вестн. АН СССР, 1932, № 1, стб. 2—8.
 Новая раса пещерного медведя из четвертичных отложений Сев. Кавказа. Тр. Палеозоол. ин-та, 1932, т. 1, с. 137—202, 7 вкл. л. табл.
 Чарльз Дарвин и геологическая летопись. Природа, 1932, № 6—7, стб. 527—540.
 Копальный ведмидь в лесу Украины. В кн. Збірник пам'яті академіка Павла Аполоновича Тугковського. Т. 2, Київ, ВУАН, 1932, с. 1—7, 3 вкл. л. табл.
 От Палеозоологического института Академии Наук СССР. (Обращение к государственным и краеведческим учреждениям и частным лицам с просьбой сообщать Палеозоологическому ин-ту о всех находках ископаемых животных). Сов. краевед., 1932, № 11—12, с. 77—78.

1933

- О новом мастодонте из нижнемиоценовых отложений Казахстана. Докл. АН СССР, 1933, № 1, с. 34—36, рис.
 A new mastodon from the lower miocene sediments of Kazakhstan. *Ibidem*, p. 37—39.
 Ч. Ляйель и теория развития. В кн. Памяти Карла Маркса. Сборник статей к пятидесятилетию со дня смерти. 1883—1933. М.—Л., АН СССР, с. 385—402.
 Палеонтология за 15 лет. Природа, 1933, № 3—4, с. 86—94.

1934

Курс исторической геологии. Изд. 3. Ленинград — Москва — Новосибирск. ОНТИ НКТП СССР, Гос. научно-техн. горно-геол.-нефт. изд., 1934, 424 с., 142 рис., 12 вкл. л. карт.

Первая сессия (Академии Наук СССР) в Москве. Известия, 1934, 15, XII, № 292.

1935

Курс исторической геологии. Изд. 4. М.— Л. ОНТИ НКТП, Гл. ред. геол. и геодез. лвт., 1935, 423 с., 144 рис., 12 вкл. л. карт.

Новые материалы к филогении Dicerorhinae. Докл. АН СССР, 1935, т. 3, № 8, с. 381—384, 2 фиг.

Neue Materialien zur Phylogenie der Dicerorhinae. С. R. Acad. Sci. URSS, 1935, v. 3, N 8, S. 381—384, 2 Fig.

1936

Mastodon atavus n. sp., der primitivste Vertreter der Gruppe *M. angustidens*. Тр. Палеозоол. ин-та, 1936, т. 5, с. 171—234, 16 фиг., 8 вкл. л. табл.

Введение к русскому изданию. В кн. Штернберг, Ч. Г. Жизнь охотника за ископаемыми. Перевод с англ. Т. Л. Хитрово под ред. проф. А. Н. Рябинина. Изд. 2, испр. и доп. М.— Л., Гл. ред. научно-попул. и ю. лит., 1936, с. 7—13.

Русские охотники за ископаемыми. Там же, с. 247—313, 12 рис.

Крупнейший мировой ученый. В кн. Александр Петрович Карпинский. Указатель основных трудов. Л.— М., АН СССР, 1936, с. 5—10.

То же. Вестн. АН СССР, 1936, № 7, с. 29—32.

Александр Петрович Карпинский. (1847—1936). Под знам. маркс., 1936, № 7, с. 3—4, портр.

Александр Петрович Карпинский. Сорена, 1936, в. 7, с. 18—24.

Академик Карпинский. Техн. молод., 1936, № 9, с. 56—60, 4 фото.

Памяти академика А. П. Карпинского. Фр. науки и техн. 1936, № 8, с. 12.

О Биологическом музее Академии Наук СССР. Вестн. АН СССР, 1936, № 11—12, с. 65—68.

Г. Ф. Осборн. (Некролог).— Тр. Палеозоол. ин-та, 1936, т. 5, с. 265—267, портр.

Генри Ферфильд Осборн (1857—1935). Природа, 1936, № 1, с. 130—133, портр.

А. П. Карпинский в палеонтологии. Природа, 1936, № 10, стб. 26—29.

1937

Индрикотерий (*Indricotherium Borissiak*). БСЭ, т. 28, 1937, стб. 435—436, 2 рис.

Ж. Кювье и его научное значение. В кн. Кювье, Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. Перевод с франц. Д. Е. Жуковского. М.— Л., Гос. изд. биол.-мед. лит., 1937, с. 11—68. Список научных трудов Кювье, с. 61—67.

Палеонтологический музей. Вестн. АН СССР, 1937, № 10—11, с. 226—237, илл. Александр Петрович Карпинский. Изв. АН СССР, ОМЭН, серия геол., 1937, № 4, с. 591—598, портр.

Alexandre Petrovitch Karpinski. I b i d e m, p. 599—606.

О *Paranchitherium karpinski*, gen. et sp. n.— новом представителе Equidae из среднемиоценовых отложений Кавказа. Там же, с. 789—793, 2 фиг.

Письмо в редакцию (по поводу ст. Л. Ш. Давиташвили «К вопросу о задачах советской палеонтологии» в журнале «Под знам. маркс.», 1937, № 1). Под знам. маркс., 1937, № 4—5, с. 237—239.

Палеонтология в СССР. За ком. просв., 1937, 8/IV, № 50.

1938

A new *Dicerorhinus* from the middle miocene of North Caucasus. М.— Л., АН СССР, 1938, 68 с., 20 фиг., 2 вкл. л. табл. (Тр. Палеонт. ин-та, т. 8, в. 2).

Ковалевский Владимир Онуфриевич (1842—1883). БСЭ, т. 33, 1938, стб. 203.

Лошади. БСЭ, т. 37, 1938, стб. 432—434, 4 рис.

Мамонт. БСЭ, т. 38, 1938, стб. 6.

Марш (Мерш) (Marsh), Отниел Чарлз (1834—1899). Там же, стб. 297.

Мастодонты. Там же, стб. 354—355, 3 рис.

Млекопитающие. БСЭ, т. 39, 1938, стб. 549—557. (Совместно с И. И. Шмальгаузенем).

Палеонтология за 20 лет. В кн. Математика и естествознание в СССР. Очерки развития математических и естественных наук за двадцать лет. М.— Л., АН СССР,

1938, с. 612—641, 6 рис., табл., 1 вкл. л. карта. (Совместно с И. А. Ефремовым и А. В. Мартыновым).

К филогении Dicerorhinae. Доклады АН СССР, 1938, т. 19, № 9, с. 767—770, рис. Contribution to the phylogeny of Dicerorhinae. С. R. Acad. Sci. URSS, 1938, v. 19, N 9, p. 767—770, ill.

Об остатках ахитерия из среднемиоценовых отложений Северного Кавказа. Изв. АН СССР, ОМЭН, серия биол., 1938, № 1, с. 207—218, 4 фиг.

Первое совещание палеонтологов. Вестн. АН СССР, 1938, № 6, с. 56—58.

О работе Палеонтологического института Академии Наук за 1937 год. Под знам. маркс., 1938, № 5, с. 118—123.

Ред.: Osborn, H. F. Proboscidea. A monograph of the discoveries, evolution, migration and extinction of the mastodons and elephants of the world. 1936. (Г. Ф. Осборн. Хоботные. Монография о мастодонтах и слонах земного шара: местонахождения, эволюция, миграция и вымирание). Природа, 1938, № 1. стб. 126—130, фиг.

1939

Краткая инструкция для составления описаний палеонтологических объектов. М.—Л., АН СССР, 1939, 12 с.

Окаменелости. БСЭ, т. 42, 1939, стб. 803—804.

Осборн. БСЭ, т. 43, 1939, стб. 423—425. (Совместно с Н. Синельниковым).

Палеонтология. Там же, стб. 805—809.

Палеотерии (Palaeotheriidae). Там же, стб. 812.

Парнокопытные. БСЭ, т. 44, 1939, стб. 229—230. (Совместно с В. Г. Гейтнером).

О новом представителе сем. Indricotheriidae. В кн. Академику В. А. Обручеву к пятидесятилетию научной и педагогической деятельности. Т. 2, М.—Л., АН СССР, 1939, с. 271—276, 1 фиг.

Мария Васильевна Павлова. Вестн. АН СССР, 1939, № 6, с. 78—80, 1 вкл. л. портр. (Совместно с В. В. Меннером).

Советская палеонтология к XVIII съезду ВКП(б). Наука и жизнь, 1939, № 2, с. 4.

Prof. M. W. Pavlova. Nature, 1939, v. 143, N 3619, p. 401g. (Obituarial notices).

1940

Щедрый медведь, *Ursus spelaeus*. БСЭ, т. 45, 1940, стб. 329—330.

Позвоночные. Там же, стб. 834—838. (Совместно с И. И. Шмальгаузенем).

Палеонтологический институт на Дарвиновской сессии Академии Наук СССР. Под знам. маркс., 1940, № 5, с. 153—158.

Палеонтология и дарвинизм. Журн. общ. биол., 1940, т. 1, № 1, с. 25—36, 1 схема.

Phyllotillon (?) *betpakdalensis* (Flegow). Докл. АН СССР, 1940, т. 26, № 8, с. 841—844.

I d e m. C. R. Acad. Sci. URSS, 1940, v. 26, N 8, p. 833—836.

1942

Владимир Ковалевский и его наследие. Природа, 1942, № 7—8, стб. 124—128.

Палеонтологические находки в Киргизии. Сов. Киргизия, 1942, 22/XI, № 276.

1943

Обзор местонахождений третичных наземных млекопитающих Союза ССР. Фрунзе, Киргиз. Гос. изд., 1943, 42 с.

Палеозоология позвоночных. В кн.: Успехи геолого-географических наук в СССР за 25 лет. Сборник статей, М.—Л., АН СССР, 1943, с. 33—35.

1944

Aceratherium aralense n. sp. Докл. АН СССР, 1944, т. 43, № 1, с. 30—32.

I d e m. C. R. Acad. Sci. URSS, 1944, v. 43, № 1, p. 30—31.

Халикотерий, как биологический тип. Зоол. журн., 1944, т. 23, в. 4, ст. 125—134, 4 рис.

1945

On the Equidae from the middle miocene of Northern Caucasus. Тр. Палеонт. ин-та, т. 13, в. 1, 1945, 52 с., 14 илл., 3 табл.

Палеозоология. В кн. Успехи биологических наук в СССР за 25 лет. 1917—1942. Сборник статей. М.—Л., АН СССР, 1945, с. 184—199.

Основные задачи эволюционной палеонтологии. Бюлл. МОИП, 1945, отд. геол., т. 20, в. 1—2, с. 5—10.

Вступительное слово на открытии палеонтологической секции (Моск. общества испытателей природы). Бюлл. МОИП, 1945, отд. геол., т. 20, в. 3—4, с. 138—139.

Chalicotherium as a biological type. Amer. J. of Sci., 1945, v. 243, N 12, p. 667—679, 4 fig.

1946

Новый представитель халикотериев из третичных отложений Казахстана. Тр. Палеонт. ин-та, т. 13, в. 3, 1946, 134 с., 39 рис., 1 вкл. л. портр., 14 вкл. л. табл.

Проблема филогенеза в палеонтологии. Изв. АН СССР, серия биол., 1946, № 6, с. 595—614.

1947

Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М.—Л., АН СССР, 1947, 80 с., 4 рис.

Краткий очерк истории русской палеозоологии. Тр. Ин-та ист. ест., 1947, т. 1, с. 5—20.

Редактирование изданий

а) Книжки

Депере, Ш. Превращения животного мира. Перевод Ю. Жемчужникова. Пг., Стасюлевич, 1915, IX, 269 с.

Предисловие. Здесь же, с. V—IX.

Геология России. Т. 3. Мезозойская группа. Ч. 2, в. 8. Пг., Геол. ком., 1921, 15 с., рис., 2 л. таб.

Депере, Ш. Превращения животного мира. Перевод Ю. Жемчужникова. Изд. 2. Сабашниковы, 1921, IX, 269 с.

Предисловие. Здесь же, с. V—IX.

Ланкестер, Э. Рей. Вымершие животные. Перевод с англ., М.—Пг., Гос. изд., 1924, 200 с., табл., рис.

Предисловие. Здесь же, с. 3—4.

Абель, О. Основы палеонтологии. Перевод с нем. В. А. Павлова и С. И. Рубашева. М.—Л., Гос. изд., 1926, 71 с., 29 рис.

Предисловие. Здесь же, с. 3—4.

Прохоров, М. Г. Инструкция для раскопок, препарировки и монтировки ископаемых позвоночных. Л., АН СССР, 1929, 75 с., 6 рис., 7 табл.

Прохоров, М. Г. Инструкция для раскопок, препарировки и монтировки ископаемых позвоночных. Изд. 2. Л., АН СССР, 1931, 81 с., 20 фиг.

Ланкестер, Э. Рей. Вымершие животные. Перевод с англ., Изд. 3. М.—Л., Гос. изд. биол.-мед. лит., 1936, 167 с., табл., рис.

Страхов, Н. М. Историческая геология, Ч. 1. Введение. Палеозой. М., Учпедгиз, 1937, 376 с., рис. (Совместно с Г. Ф. Мирчинком).

Страхов, Н. М. Историческая геология. Ч. 2. Мезозой. Кайнозой. Общие вопросы исторической геологии. М., Учпедгиз, 1937, 428 с., рис. (Совместно с В. В. Меннером).

Кювье, Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности земного шара. Перевод с франц. Д. Е. Жуковского. М.—Л., Гос. изд. биол.-мед. лит., 1937, 368 с., табл.

Комментарии. Здесь же, с. 313—326. (Совместно с П. А. Новиковым, Г. П. Дементьевым, В. В. Струве).

Стратиграфический словарь СССР. Л.—М., ОНТИ НКТП СССР, Гл. ред. геол.-разв., геодез. лит., 1937, 250 с.

Палеофитологический сборник. М.—Л., АН СССР, 1937, 96 с., рис., табл.

Инструкция для авторов и редакторов издания «Палеонтология СССР». М.—Л., АН СССР, 1937, 11 с. (Совместно с В. С. Слодковичем).

Карпинский, А. П. Собрание сочинений. Т. 2, М.—Л., АН СССР, 1939, 428 с., рис., табл., карты (Отв. редактор).

Давиташвили, Л. Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М.—Л., АН СССР, 1940, 263 с. (Отв. редактор).

Инструкция для авторов и редакторов издания «Палеонтология СССР». Изд. 2, испр. и доп., М.—Л., АН СССР, 1940, 36 с. (Совместно с Б. Лихаревым).

Фауна Главного Девонского поля. 1. М.—Л., АН СССР, 1941, 345 с., рис., табл 29 л. рис., 1 вкл. л. карт. (Гл. редактор).

Успехи биологических наук в СССР за 25 лет. 1917—1942. Сборник статей. М.—Л., АН СССР, 1945, 355 с.

Карпинский, А. П. Собрание сочинений. Т. 1, М.—Л., АН СССР, 1945, 520 с., 234 рис., 18 табл.

б) Периодические и серийные издания

Ежегодник Русского палеонтологического общества.

Т. 1, 1916; т. 2, 1917; т. 3, 1918—1921; т. 4, 1922—1924; т. 5, ч. 1, 1925; т. 5, ч. 2, 1925; т. 6, 1926; т. 7, 1927; т. 8, 1928—1929; т. 9, 1930.

Ежегодник Всероссийского палеонтологического общества.

Т. 10, 1931—1933; т. 11, 1934—1935; т. 12, 1936—1939.

Палеонтологическое Обозрение.

Приложение к Трудам Палеонтологического института Академии Наук СССР.

В. 1, 1939; в. 2, 1940; в. 3, 1940; в. 4, 1941; в. 5, 1945.

Палеонтология СССР.

Т. 4, ч. 9, в. 1, 1940; т. 5, ч. 3, в. 1, 1941; т. 5, ч. 5, в. 1, 1941; т. 5, ч. 10, в. 1, 1941; т. 10, ч. 2, 1935; т. 10, ч. 3, 1936; т. 10, ч. 3, в. 18, 1938; т. 10, ч. 3, в. 19, 1938; т. 12, Приложение, 1941.

Труды Палеозоологического института.

Т. 1, 1932; т. 2, 1933; т. 3, 1933; т. 4, 1935; т. 5, 1936; т. 6, в. 1, 1937; т. 6, в. 2, 1937; т. 6, в. 3, 1937; т. 6, в. 4, 1937.

Труды Палеонтологического института.

Т. 7, в. 1, 1937; т. 7, в. 2, 1937; т. 7, в. 3, 1938; т. 7, в. 4, 1938; т. 8, в. 1, 1938; т. 8, в. 2, 1938; т. 8, в. 3, 1941; т. 8, в. 4, 1941; т. 9, в. 1, 1938; т. 9, в. 2, 1939; т. 9, в. 3, 1940; т. 9, в. 4, 1940; т. 10, в. 1, 1940; т. 10, в. 2, 1940; т. 10, в. 4, 1941; т. 11, в. 1, 1940; т. 11, в. 2, 1940; т. 11, в. 3, 1940; т. 11, в. 4, 1941; т. 12, в. 2, 1941; т. 12, в. 3, 1941; т. 12, в. 4, 1941.

Ю. А. ОРЛОВ

ПАЛЕОНЕВРОЛОГИЯ КАК ОДИН ИЗ РАЗДЕЛОВ ПАЛЕОНТОЛОГИИ ПОЗВОНОЧНЫХ

Из всех разделов палеонтологии, основная задача которой — освещение эволюции органического мира своим огромным «каменным архивом», — палеонтология позвоночных, быть может, самый своеобразный и полный противоречий отдел.

С одной стороны, — это биологическая дисциплина по возможностям подхода к ископаемому организму, доставляемым сложным скелетом позвоночного, многое отражающим в своем строении. С другой стороны, ископаемые позвоночные сравнительно редки и неизмеримо реже, чем беспозвоночные, представлены полными скелетами, часто же разрозненными фрагментами; очень многие, как, например, археоптерикс, известны по единичным находкам. К палеонтологии позвоночных, быть может, более всего применимы слова: «она велика в своем убожестве и убога в своем величии...»

В нашей стране палеонтология позвоночных получила прочные научно-организационные основы за годы Советской власти, первоначально вместе с созданием Геологического Музея Академии Наук СССР, впоследствии же — с образованием Палеозоологического (ныне Палеонтологического) института в составе Отделения биологических наук АН СССР. За последние годы, вслед за этим, стали возникать одна за другой ячейки в молодых Академиях наук наших Союзных республик. Несмотря на значительность вклада в палеонтологию позвоночных, сделанного русской наукой до Октябрьской революции, планомерной и систематической постановки работ в области палеонтологии позвоночных у нас до революции не было, и эта интереснейшая ветвь палеонтологии была делом инициативы и энергии отдельных ученых. Основатель эволюционной палеонтологии В. О. Ковалевский выполнил свои сделавшие эпоху работы по ископаемым млекопитающим целиком на материалах Западной Европы.

Обзор успехов палеонтологии позвоночных в СССР за истекшие 30 лет, даже краткий, потребовал бы большой специальной статьи. Здесь можно лишь сказать, что эти успехи велики не только по общему количеству добытых новых материалов и по числу выполненных на них научных работ, но и по широте и глубине тех вопросов, которые затронуты и, в той или иной мере, освещены этими работами.

Прежде всего необходимо упомянуть об установлении ряда новых фаун ископаемых позвоночных из отложений самого разного геологического возраста. В составе этих фаун обнаружено множество интереснейших новых существ, давших много для освещения истории жизни на территории нашей необъятной страны. Длинная серия работ посвящена опи-

санию добытого и затрагивает разнообразные вопросы сравнительной анатомии, функциональной анатомии скелета, в связи с выработкой и эволюцией приспособлений. На этих материалах рассматриваются вопросы филогении, систематики и таксономии ряда групп позвоночных и некоторые общие вопросы эволюционной морфологии. С изучением ископаемых позвоночных связаны успехи палеозоогеографии и палеогеографии в широком смысле слова, изучение процессов и закономерностей захоронения, стратиграфии костеносных отложений и т. д. Таков неполный перечень содержания работ в области палеонтологии позвоночных в СССР за период с 1917 по 1947 г.

В обширном круге вопросов палеонтологии позвоночных одним из очередных для советских палеонтологов является палеоневрология, т. е. изучение нервной системы ископаемых позвоночных. Разумеется, ничуть не меньший интерес представляла бы и палеоневрология беспозвоночных. Но у них нервная система, за редкими исключениями, не отражена анатомически на скелете и на ископаемом материале недоступна. Поэтому, практически, палеоневрология «принадлежит» палеонтологии позвоночных.

Если не считать двух-трех случаев тягостных недоразумений, когда за «окаменевший мозг» принимались причудливой формы кремнистые конкреции или порода, выполнявшая внутреннюю полость панциря черепахи (внутреннее ядро, по терминологии палеонтологов), то следует признать, что наши отечественные палеонтологи пока не занимались ни головным мозгом ископаемых позвоночных, ни теми вопросами, которые с изучением этого мозга связаны.

Ввиду этого представляются заслуживающими внимания некоторые данные, полученные в Палеонтологическом институте АН СССР на материале по мозгу ископаемых позвоночных, собранном за последние годы.

Этот материал пока невелик и скромен по своей геологической молодости, так как относится почти исключительно к третичному периоду, притом к его второй половине, и к четвертичному. Тем не менее то, что имеется, заслуживает внимания как начало новой работы, а также по некоторым вопросам, возникающим по ходу этой работы и представляющим известный общий интерес. Предварительно, однако, полезно остановиться на характере и методике изучения объектов, на которых строится работа в этой молодой и своеобразной ветви палеонтологии.

Головной и спинной мозг, равно как и отходящие от них нервы, в ископаемом состоянии не сохраняются, так как после смерти животного подвергаются быстрому разрушению. Некоторым, притом редчайшим, исключением является спинной мозг (для мелких животных и головной) в тех случаях, когда животное в особо благоприятных условиях подвергалось быстрой мумификации, притом с последующим нахождением в обстановке, исключающей гниение. Таковы, например, остатки позднечетвертичных (или субфоссильных) млекопитающих из пещер около Нижнеудинска, где они захоронены в совершенно сухом лёссе при температуре —5 градусов (даже в летнее время). Однако и в этих редких случаях объем и внешняя форма ссохшегося и съезжившегося мозга так искажены, что остатки этого рода представляют скорее интерес для познания типа сохранности и условий захоронения, чем для какого-либо изучения самого мозга. Практически, изучение головного мозга ископаемых позвоночных есть изучение отливов внутренней полости мозговой коробки — естественных (внутренних ядер) или искусственных. Естественные отливы получаются путем заполнения черепа, после разрушения мозга, глиной, песком и т. п. или осадком химического происхождения, выпадающим из раствора. Естествен-

ный отлив может быть и смешанного происхождения. Обычно заполнение мозговой коробки происходит после разрушения не только самого мозга, но и его оболочек, включая твердую. Последняя благодаря своей прочности может уцелеть в некоторых случаях на относительно продолжительное время после разрушения мозга, даже после заполнения мозговой коробки породой и образования внутреннего ядра. При этом, уже после разрушения твердой оболочки и ее замещения химическим осадком, например, кальцитом, получится внутреннее ядро, соответствующее собственно головному мозгу, одетое тонким слоем, отвечающим твердой мозговой оболочке, что будет хорошо видно на изломе или на распиле отлива. Однако в подавляющем большинстве случаев приходится иметь дело с естественным (или искусственным) отливом, соответствующим головному мозгу плюс все мозговые оболочки. В таком случае на поверхности этих отливов могут быть хорошо видны отливы артерий и венозных синусов, проходивших по внутренней поверхности костей черепа.

Из сказанного следует, что соответствие внутреннего ядра мозговой капсулы позвоночного, в том числе и ископаемого, головному мозгу будет наиболее полным тогда, когда мозг плотно прижат не только к подстилающим его костям основания черепа, но и к остальным костям мозговой капсулы. Такие соотношения в общем характерны для млекопитающих, а также птиц. У значительной части пресмыкающихся и земноводных, в особенности же у рыб, головной мозг отделен от костей мозговой коробки полостями, заполненными сосудистыми сплетениями, разрастаниями мозговых оболочек и т. д. Очевидно, при этом внутреннее ядро мозговой капсулы будет далеко не равнозначно по объему и деталям рельефа самому мозгу и будет превосходить мозг своей величиной.

К очень большому сожалению, обычно при сборах и последующей препаровке палеонтологического материала мозгу ископаемых животных не уделяется должного внимания: порода, заполняющая мозговую коробку, тщательно удаляется до последней песчинки и в научную обработку поступает «вполне чистый» череп, без попыток изготовления вслед за этим искусственного слепка. В справедливости сказанного легко убедиться на коллекциях музеев, в которых хранятся ископаемые позвоночные...

Материал, собранный в настоящее время в Палеонтологическом институте, представлен внутренними ядрами и искусственными отливами мозговой коробки ряда третичных и четвертичных млекопитающих, для которых головной мозг ранее не был известен. Сюда относятся хищники, некоторые носороги и халикотерии из непарнопалых, парнопалые и др. Здесь мы остановимся лишь на данных, относящихся к одному представителю копытных — филлотиллону и одному хищнику.

Филлотиллон (*Phyllotillon betpakdalensis* (Flerov)) относится к халикотериям. Халикотерии — весьма оригинальные непарнопалые, известные с палеогена до начала четвертичного периода из С. Америки, Азии и Западной Европы, достигавшие размеров крупной лошади (и крупнее), но с зубами, приспособленными главным образом для поедания листвы деревьев. Огромными когтями на пальцах передних конечностей они, видимо, цеплялись, как крючками, по коре деревьев, добывая себе пищу с ветвей, — так это с большой убедительностью доказывает А. А. Борисьяк (1946) на основе подробного анализа их скелета. Своими «арханчскими» чертами строения филлотиллон и вообще халикотерии явно родственны другой вымершей ранее ветви непарнопалых — титанотериям: всеми же странными особенностями специализации филлотиллон обязан «уходу в лес» и тому оригинальному способу добывания листвы деревьев, к которому никто из других крупных копытных никогда не прибегал

и о котором говорит и совершенно необычное строение шеи: совсем слабые тела позвонков и необыкновенно мощные невральные дуги и их суставные отростки указывают, по данным А. А. Борисяка, с очевидностью на преобладание работы доразального комплекса мышц (разгибателей), в противоположность обычным отношениям. Вообще говоря, не только шейной мускулатуре филлотиллона, о чем говорит А. А. Борисяк, но, видимо, и туловищной приходилось выполнять своеобразную и большую эквивалентную работу.

Можно ли усмотреть какое-либо отражение этой полной своеобразия биологии филлотиллона в каких-либо чертах строения его нервной системы? Вероятно, на живом или хотя бы на трупном материале это было бы возможно; но чего можно ждать от окаменевших костей? Здесь мы коснемся только мозжечка филлотиллона.

При сравнении отлива мозговой полости черепа филлотиллона, для краткости будем говорить мозга, с головным мозгом других непарнопалых, например, лошадей, особенно же носорогов, обращает на себя внимание относительно сильное развитие у филлотиллона мозжечка, в частности его *vermis*.

Данные сравнительной анатомии и экспериментальных наблюдений говорят за то, что *vermis* является основным и более древним статическим органом мозжечка (*palaeocerebellum*), хотя и не единственным, так как в выполнении этой функции у млекопитающих принимает участие и паллидо-стриатальная система. Именно через *vermis* мозжечка массовые импульсы идут в красное ядро и моторные центры покрытия. По этим данным (схема Болка), основная сфера деятельности *vermis* — мускулатура головы, жевательная мускулатура, мышцы шеи, дыхательные, туловища, хвоста. В червячке же расположен непарный центр (одновременной работы) левых и правых конечностей. Таким образом, основная «компетенция» *vermis* — скелетная мускулатура правой и левой половин тела при их о д н о в р е м е н н о й р а б о т е, по преимуществу мускулатура туловища.

Полушария мозжечка (*neocerebellum*), эволюционно более поздние, чем *vermis*, тесно связаны проводящими путями с большим мозгом, главным образом с его лобными долями, и являются как бы надстройкой над *vermis*. Эволюционно их рост параллелен увеличению связей мозжечка с большим мозгом, и эволюция полушарий мозжечка, видимо, должна была идти под воздействием и, в значительной мере, как бы по заданиям *telencephalon*: компетенция полушарий мозжечка стоит в связи со сложной и разнообразной работой п а р н ы х к о н е ч н о с т е й.

Эти данные сравнительной морфологии и неврологии побуждают считать сильное развитие мозжечка филлотиллона указанием на ловкость животного — невзирая на его крупный рост и громоздкость.

Сильное развитие мозжечка и его *vermis* мы наблюдаем у жираффы, что, видимо, должно быть поставлено в связь со спецификой ее строения и, опять-таки, с «особыми» требованиями со стороны организма, предъявляемыми мозжечку. Для жираффы, сравнительно со всеми другими млекопитающими, характерна совершенно необычная подвижность шеи (Малеев 1947).

В строении шеи филлотиллона и жираффы много резких различий; сами способы добывания листвы с деревьев у них различны, и слова о «сходстве» в строении их мозжечка имеют в виду лишь несомненно резкое повышение общего объема его работы. У жираффы мозжечок, насколько известно, специальному изучению — ни экспериментально-физиологическому, ни цитоархитектическому — не подвергался.

И это осторожное сопоставление касается всего лишь одной черты в анатомии мозга. Но она интересна тем, что подтверждает толкование специфики строения животного и приспособительного значения этой специфики, полученное путем функционально-экологического анализа скелета, выполненного А. А. Борисяком в его превосходной работе о филлотиллоне. Разумеется, необходимо стремиться к тому, чтобы проследить на ископаемом материале и э в о л ю ц и ю всякого органа, для которого палеонтология дает материал, в том числе головного мозга халикотериев, в частности, их мозжечка. Однако для халикотериев это выполнимо лишь на материалах палеонтологических музеев мира и поэтому практически трудно доступно.

С примером сильного развития мозжечка мы встречаемся и в головном мозге *Regulium*, животного из нового, весьма обособленного от других, подсемейства гигантских ископаемых куниц, распространенного в мезотисе — понте на обширном пространстве от Китая до Южной Европы (Орлов 1947). Быть может, это могло бы быть поставлено в связь с ловкостью и приспособленностью животного к древолазанию, сохранившейся у него, несмотря на очень крупный для семейства куниц рост, достигавший размеров небольшого медведя. Но головной мозг перуниума обладает и другими, более интересными, особенностями.

Первое, что обращает на себя внимание, — это значительный объем височной, теменной и затылочной долей полушарий большого мозга. В теменной доле характерно сильное развитие в дорзальном направлении сагиттальной (3-й) извилины, на уровне верхнего отдела *fissura supra-sylvia posterior*. Это ведет к образованию симметричной в обоих полушариях выпуклости теменной извилины.

Далее бросается в глаза совершенно необычное для семейства куниц развитие височной доли в вентральном направлении. Это приводит к тому, что она прикрывает вентральную сторону стволовой части мозга и *fissura (sulcus) rhinalis* на значительном ее протяжении. Среди современных хищников такое же разрастание височной доли наблюдается у медведя. У перуниума сильное развитие височной доли в сочетании с вышеупомянутым теменным вздутием делает затылочный отдел головного мозга высоким, как у медведя — в отличие от низкого и широкого мозга всех известных куниц. На месте перехода височной доли в затылочную и на переходе боковой поверхности полушария в затылочную имеется четвертая извилина, отсутствующая у остальных куниц и в общем отчетливая у медведей. Медведеобразные пропорции задней половины головного мозга перуниума, несомненно, являются основной причиной медведеобразной же формы мозговой коробки; в особенности велико сходство с белым медведем. Наконец, сильное развитие затылочных извилин в числе трех (боковой, средней и внутренней) дополняет сходство с медведем.

Наряду с этим, в целом большой мозг перуниума построен скорее по плану общему для куниц, чем для медведей (ильвиева борозда короче и более наклонна назад, чем у медведей; передний и задний отделы ильвиевой извилины, охватывающие ильвиеву борозду, несколько менее сближены, чем у медведей, хотя и сильнее, чем у других куниц). В общем, если оставить в стороне характерное для перуниума сильное развитие в дорзальном направлении сагиттальной извилины, то в остальном большой мозг этого хищника представляет как бы конечный член того ряда, который чисто морфологически можно построить, расположив в порядке постепенного усложнения борозд и извилин головной мозг от самых мелких куниц до гигантского перуниума, у которого и будет наибольшее сходство с медвежьим мозгом.

Наличие сходства с медведем в строении глазнично-височного гребня, в характере расположения и в направлении выходных отверстий для 2, 3, 4, 5 и 6-го черепных нервов позволяет сомневаться в конвергенции, как единственной причине сходства в строении мозга перуниума и медведей. Во всяком случае, по строению головного мозга перуниум стоит в еще большей степени в стороне от всех кунц, чем по строению самого черепа.

Насколько можно судить по литературным данным (Скотт и Джепсен 1936), примерно такие же, как у перуниума, пропорции больших полушарий возникли конвергентно у некоторых креодонтов (*Hyaenodon*) и у древних представителей семейства собак (*Daphoenus* из олигоцена Северной Америки), т. е. в разных группах хищников. Для гиенодона Скотт и Джепсен отмечают, что «височно-сфероидальная доля очень сильно развита и придает очень большой вертикальный диаметр задней части мозга, спускаясь вниз ниже уровня хиазмы зрительных нервов». К сожалению, авторы не приводят подробных изображений мозга гиенодона, известного по нескольким неполным, но друг друга дополняющим отливам, и ограничиваются одним схематичным рисунком.

Любопытно, что как и у неогенового перуниума, так и у олигоценовых гиенодона и дафэнуса это сильное развитие височных долей не сопровождается ростом лобных долей. У гиенодона они настолько слабо развиты, что совсем не покрывают обонятельных долей. *Fissura cruciata*, повидимому, отсутствует, полушария большого мозга закрывают четверохолмие, но оставляют свободным мозжечок. У дафэнуса лобные доли точно так же слабо развиты и, повидимому, почти совсем не прикрывают собою обонятельные доли. Большой мозг лишь слегка покрывает полушария мозжечка.

У гиенодона полушария большого мозга закрыты полностью или почти целиком теменными костями и лишь едва соприкасаются с лобными. По остроумному замечанию Скотта и Джепсена, головной мозг гиенодона «не имеет «лобных долей» в этимологическом смысле этого слова».

Увеличение теменной, затылочной (зрение) и особенно височной (слух) долей полушария большого мозга перуниума есть в основном увеличение «экрана» или области проекции восприятий из внешнего мира, с их обработкой в психосензорных центрах коры.

Интересно то обстоятельство, что именно височная доля млекопитающих характеризуется наибольшим разнообразием цитоархитектоники (Капперс 1929). Это, повидимому, свидетельствует о разнообразии в дифференцировке и специализации слуха у млекопитающих. Приведенные данные, как мне кажется, согласуются и с представлениями (Экономо 1929 и др.) о ходе «прогрессивной церебрации» у приматов. Согласно этим представлениям, последовательность в этом последнем случае такова, что развитие «области слуха», т. е. появление умения не только констатировать звук, но и давать ему должную трактовку, предшествует прогрессу лобных долей и стимулирует этот прогресс. На примере гиенодона, дафэнуса, а повидимому, и перуниума, мы, возможно, имеем случай какой-то специфической дифференцировки слуха без сколько-нибудь заметного коррелятивного прогресса лобных долей.

У перуниума, как и у вышеупомянутых древних хищников, живших на несколько десятков миллионов лет ранее перуниума, это сильное развитие височных долей в силу каких-то причин не сопровождалось прогрессом лобных долей. Представляется поэтому правильным допустить, что большой мозг перуниума, несмотря на своеобразную специализацию теменной и, во всяком случае, височной доли, несет черты примитивности. К таковым должны быть отнесены незначительные размеры лобных долей

и относительно слабое развитие борозд лобной, лобно-теменной и затылоч-но-теменной областей.

С увеличением в процессе эволюции размеров животного обычно идет и нарастание извилистости коры больших полушарий. Поэтому можно было бы ожидать в мозгу перуниума значительно большего богатства извилин, чем, например, у куницы — совсем маленькой по сравнению с этим гигантом, — чего, однако, не наблюдается. Лобная же доля барсука развита относительно сильнее, чем у перуниума. Пока трудно делать твердые выводы о значении этих пропорций. Вполне возможно, что этот своеобразный характер дисгармоничной или инадаптивной специализации мозга мог быть одним из пагубных моментов в судьбе перуниума, например, при сильном изменении внешних условий, при изменении характера добычи и ее ловли и т. д. Такое изменение мы вправе предполагать в среднем и верхнем плиоцене, когда влажные луга и лесостепи эпохи гиппарионовой фауны заменились сухими степями и полупустынями. В это время изменяется и фауна млекопитающих: табуны антилоп, жираф, гиппарионов уступают место страусам, верблюдам, однопалым лошадям. Очень вероятно, что перуниумы не сумели приспособиться к новым условиям охоты и вымерли, уступив место более пластичным хищникам. Возможны, конечно, и другие, еще неизвестные, причины вымирания этих животных.

Медведеобразная форма мозга перуниума может быть объяснена частично происхождением от общих с медведями предков — древних арктоидей. С другой стороны, строение лицевой части черепа перуниума и особенно зубов — типичное для семейства куниц. Несмотря на резкую общность от других подсемейств мустелид, перуниум — представитель семейства именно куниц, а не каких-либо переходных форм между древними, общими для медведей и куниц, предками и куницами. Поэтому вполне возможно, что причины бросающегося в глаза сходства височных долей перуниума и медведей правильнее искать, хотя и не целиком, но в значительной мере в явлениях *к о н в е р г е н ц и*. Ни куницы, ни медведи не являются лабораторными животными морфологов и физиологов, поэтому мы не обладаем обстоятельными данными физиологического порядка или морфологии для этих современных арктоидей. Вследствие этого возможности палеонтолога, для мозга сами по себе столь скромные, еще более уменьшаются. Между тем, наличие данных по детальной сравнительной морфологии (с цитоархитектоникой), например, височных долей современных куниц и медведей и локализации функций, может быть, и могло бы дать некоторое освещение и пропорциям и внешней морфологии рельефа мозга перуниума.

Приведенные два примера (филлотиллон и перуниум) иллюстрируют некоторые вопросы, возникающие у палеонтолога при рассмотрении мозга ископаемых позвоночных. Но к области палеоневрологии имеют большее или меньшее отношение и некоторые другие вопросы, например, изучение материалов, которыми располагает палеонтология, по теменному глазу и гипофизу, полукружным каналам вестибулярного аппарата и некоторых других.

Остановимся вкратце на полукружных каналах. Их изучение для ископаемых позвоночных ограничено морфологией костных каналов и ампул (вскрытых искусственно или на случайных разломах), или естественных заполнений этих каналов породой, т. е. опять-таки внутренних ядер, или искусственных отливов. На ископаемом материале вскрытие полукружных каналов обычно очень трудно, часто почти невыполнимо: кость либо, вследствие процессов выветривания, чрезмерно рыхлая, либо, наоборот, водо-

бавок к весьма значительной плотности и твердости, обычной для кости, окружающей слуховой лабиринт, добавляется сильная минерализация окислами железа, окремнение и т. п. Данные по полукружным каналам у ископаемых позвоночных еще более неполны, чем для головного мозга. Кроме того и для современных позвоночных, несмотря на значительную морфологическую, экспериментально-физиологическую и клиническую (для человека) литературу, многое неясно. Как показала серия детальных работ проф. Б. Г. Туркевича (1930—1938), а также других авторов, для некоторых позвоночных строение костного лабиринта может быть одним из признаков, достаточно отчетливо характеризующих отдельные систематические группы. Так это обстоит по данным Туркевича (1936, 1938) для ряда птиц. Сложнее этот вопрос у млекопитающих, у которых, повидимому, весьма распространены явления конвергентного сходства.

Среди материала Палеонтологического института интересен препарат полукружных каналов описанного выше филлотиллона, к сожалению, из-за крайней хрупкости сильно пострадавший при препаровке. В отличие от носорогов и лошадей, для филлотиллона характерен совершенно ничтожный просвет горизонтального полукружного канала. Повидимому, это должно было бы стоять в связи с какой-то спецификой периферического аппарата равновесия у этого животного—в свою очередь, быть может, в соответствии со своеобразием биологии. Но, как и при изучении головного мозга, мы встречаемся здесь с недостаточностью данных по функциональной морфологии рассматриваемых образований у современных животных.

Другим моментом, связанным с полукружными каналами и существенным для палеонтолога, является связь между положением («горизонтального» полукружного канала и положением черепа нормально стоящего и находящегося в докое животного. При этом горизонтальный канал лежит в горизонтальной плоскости, для ряда животных пересекающей под косым углом продольную ось черепа, что очень хорошо видно на черепе лошади, птиц и т. д. Знание ориентировки полукружных каналов было бы существенным и для правильной постановки черепа при монтировке скелетов и биологических реконструкциях многих ископаемых позвоночных. Однако на палеонтологическом материале изучение полукружных каналов и вообще всего костного лабиринта делает лишь первые шаги.

С костным лабиринтом стоят в связи воздушные полости *mastoidium* и других костей, иногда (хоботные и др.) имеющие весьма сложное строение и выстланные слизистой оболочкой. Эти образования, сами по себе не являющиеся какими-либо отделами органов слуха или статического чувства, тем не менее представляют известный интерес, не только остеологический, но и для более полного представления о физиологии всей области органов слуха и статического чувства. До настоящего времени эти образования изучены весьма слабо и совершенно не изучены для ряда ископаемых млекопитающих, даже довольно обычных, и для их современных родичей.

Вопросом, хотя и не относящимся к неврологии собственно, но непосредственно связанным с изучением мозга, является взаимоотношение между головным мозгом и мозговой коробкой, у млекопитающих на ранних стадиях формирующейся под влиянием быстро развивающегося мозга. На поздних стадиях в случае раннего зарастания швов мозговая коробка подвергается под давлением продолжающего свой рост мозга резорбированию с внутренней стороны. У перуниума, при продолжающемся одновременно наслаивании кости на внешней поверхности черепа, это приводит к тому, что некоторые извилины и другие элементы рельефа мозга

становятся видны на черепе снаружи. Это волнистое строение стенки мозговой капсулы, вместе с образованием под воздействием мозга гребней и впадин на ее внутренней поверхности, создает особые условия статики черепа, изучение которых, несомненно, представляется весьма существенным для понимания биомеханики черепа в целом.

Для других ископаемых хищников раннее зарастание швов черепа молодых индивидов с совершенно еще не стертými зубами отмечено Скоттом и Джепсеном (1936) для *Daphoenus* из олигоцена С. Америки.

Приведенные примеры позволяют наметить некоторые вопросы, стоящие перед палеоневрологией, и то значение, которое познание мозга ископаемых позвоночных и особенностей строения черепа, прямо или косвенно связанных с мозгом, имеет для возможно полного понимания ископаемых позвоночных.

Эти примеры относятся лишь к млекопитающим, притом поздним геологически. Систематическое и планомерное изучение мозга в разных группах ископаемых позвоночных и, по возможности, на протяжении геологически больших отрезков времени должно дать материал для познания эволюции самого мозга и тем самым для более полного знания эволюции групп животных.

Основная задача палеоневрологии заключается в изучении головного мозга ископаемых позвоночных. Для ископаемых млекопитающих, принимая во внимание хорошую общую изученность головного мозга их современных представителей, это может дать дополнительный материал для общей характеристики ископаемого животного, его движений и т. п. Во всяком случае, при сопоставлении с другими родственными животными, современными и ископаемыми, более древними и более поздними, изучение мозга поможет установить филогенетические взаимоотношения или эволюционный этап изучаемого ископаемого организма, вообще даст более полное представление и о нем, и о его родственных связях.

Значительный интерес представляет вопрос о скорости эволюции головного мозга в разных группах ископаемых позвоночных, в особенности у млекопитающих, в истории которых мозг играл, несомненно, первостепенную роль. Здесь нас ожидает много интересного и, быть может, неожиданного.

Помимо отмеченных выше явлений конвергенции в пропорциях и развитии некоторых отделов мозга, интересен тот факт, что более развитый мозг сам по себе еще не обеспечивал его обладателей от вымирания в борьбе за существование с имевшими менее развитый мозг, но в других отношениях более адаптивно эволюировавшими формами. Одним из примеров в этом отношении, быть может, является сосуществование в одной и той же фауне гиенодона и дафэнуса (имеются некоторые указания на аналогичные примеры и в других группах млекопитающих).

Для неврологии в широком смысле слова и для сравнительной анатомии палеоневрология даст совершенно своеобразный сравнительный исторический материал, существенный при изучении вопросов, связанных с эволюцией головного мозга и его отделов и вопросов рекапитуляции.

Как это ни кажется неожиданным на первый взгляд, но одним из затруднений в палеоневрологии является неполнота сравнительного материала по современным формам. В большинстве случаев обычные лабораторные животные физиолога и морфолога далеки от ископаемых, изучаемых палеонтологом, а важные для палеонтолога — слишком необычны для исследователей, работающих на современном материале. Во всяком случае, если изучение мозга ископаемых возможно лишь на основе знания мозга современных форм, то, в свою очередь, как сравнительный материал для

более полного понимания современных, мозг ископаемых представляет несомненный интерес.

По всей вероятности, со временем, с накоплением фактического материала, появится возможность вводить данные о строении мозга в характеристику и систематику ископаемых форм; к этому, во всяком случае, следует стремиться. На деле палеонтология позвоночных очень далека от этого и, более того, не дает часто никаких сведений о головном мозге даже в тех случаях, когда это не представляет особых затруднений по наличию соответствующего материала. Так, несмотря на колоссальный скелетный материал по третичным и четвертичным млекопитающим в США и десятки (а в некоторых случаях сотни) черепов одного и того же животного, отсутствуют какие-либо данные о строении мозга многих форм. В некоторых случаях приходится встречать утверждения о малых размерах лобных долей «ввиду малой величины лобных костей» животного (!) и т. п. Планомерной работы в этом направлении за границей пока не ведется, за исключением работ Гилли Эдингер, опубликовавшей в свое время (1929) любопытную сводку по этому вопросу.

Материал, предложенный вниманию читателя в настоящей статье, может вызвать чувство неудовлетворенности своей неполнотой даже у привычных к ней палеонтологов, а тем более у неврологов.

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

ЛИТЕРАТУРА

- Б о р и с я к А. А. 1946. Новый представитель халикотериев из третичных отложений Казахстана. Тр. Палеонтол. инст. АН СССР, **13**, в. 3.
- К а п п е р с Ариенс. 1929. Ariens K a p p e r s. The evolution of the nervous system in invertebrates, vertebrates and man. Haarlem.
- М а л е е в Е. А. 1947. Адаптивные особенности строения затылочной области черепа и скелета шеи млекопитающих (печ.).
- О р л о в Ю. А. 1947. Peruniinae, новое подсемейство куниц из ископаемых Евразии. Тр. Палеонт. инст. АН СССР, **10**, в. 3.
- С к о т т и Д ж е п с е н. 1936. W. B. Scott and G. L. Jepsen. The Mammalian Fauna of the White River Oligocene. Part I. Insectivora and Carnivora. Trans. Phil. Soc., **28**, Pt. 1.
- Т у р к е в и ч Б. Г. 1936. Анатомическое строение костного лабиринта как один из систематических признаков у птиц и млекопитающих. Тр. Зоол. инст. АН СССР, **4**.
- Т у р к е в и ч Б. Г. 1938. Опыт систематики птиц и млекопитающих на основах анатомического строения костного лабиринта. Тр. Узбек. Гос. Унив., **12**, в. 3.
- Э д и н г е р Т. 1929. T. Edinger. Die Fossilen Gehirne. Ergebn. Anat. Entw. **28**.
- Э к о н о м о. 1929. E. S. C. V. Der Zellaufbau der Grosshirnrinde und die progressive Cerebration. Erg. Physiol., **29**.

ВЕРА ГРОВОВА

К ВОПРОСУ О НЕПОСРЕДСТВЕННОМ ПРЕДКЕ ЛОШАДЕЙ
(РОДА EQUUS)

Несмотря на то, что история семейства Equidae является одной из наиболее разработанных глав палеонтологии млекопитающих, в ней имеется еще несколько темных мест. К числу их принадлежит и вопрос о непосредственных предках рода *Equus*.

Краткая история вопроса такова. Первым построил генеалогию лошади Оуэн (Owen 1861). Он вел ее родословную через ряд вымерших родов Старого Света: *Palaeotherium*, *Anchitherium*, *Hipparion*, *Equus*. Особенно много сделал для укрепления этой точки зрения В. Ковалевский (1873), показавший на ряде деталей в строении конечностей промежуточное положение *Hipparion* между *Anchitherium* и *Equus*. Теория Оуэна, получившая таким образом солидную фактическую базу, получает господство в науке, защищается Годри, Копом, Шлоссером и другими и служит хорошей рабочей гипотезой в 70-х и 80-х годах прошлого века; в нее вносятся постепенно ряд изменений: по мере обогащения науки сведениями об американских ископаемых членах семейства Equidae, выводятся в боковые линии *Palaeotherium* и *Anchitherium*, генеалогия дополняется новыми, более древними звеньями (*Eohippus*, *Miohippus* и др.). Однако положение гиппариона в качестве непосредственного предка рода *Equus* долгое время остается незыблемым. Широкое распространение этого рода по земному шару, разнообразие образуемых им форм, исчезновение его непосредственно перед появлением (в верхнем плиоцене) лошадей — рода, так же широко распространенного (факт сосуществования обоих родов в ряде мест установлен позднее), хорошо укладывающийся в систему привычных представлений переход трехпалого рода в однопалый, — все это делало связь *Hipparion* — *Equus* очень вероятной. Так обстояло дело до тех пор, пока против этой связи не поднимает свой голос М. В. Павлова (1888).

Основания, по которым Павлова отказывается признать эволюционный ряд *Anchitherium* — *Hipparion* — *Equus*, относятся частично к строению коренных зубов, частично — к строению костей конечностей. Однако вторая группа фактов не имеет непосредственного значения для занимающего нас вопроса, так как она доказывает лишь, что гиппарион, более примитивный по строению конечностей, чем лошадь, в некоторых отношениях также более примитивен, чем анхитерий. Таким образом, эти доводы ведут к исключению из генеалогии *Equus* одного лишь *Anchitherium* (который всеми теперь признан боковой ветвью), положение же рода *Hipparion* ими не затрагивается.

Иначе обстоит дело с особенностями коренных зубов. Павлова утверждает, что по строению последних *Hipparion* ушел в эволюции дальше,

чем *Equus*, в двух отношениях: 1) в наличии большего числа складочек на верхних коренных зубах и 2) в отделенности протокона, или переднего внутреннего столбика верхних коренных (рис. 1, пр), от передней промежуточной лопасти (пл), в то время как у предков *Hipparion*, как и у *Equus*, он присоединен к последней.

Решающее значение Павлова придает второму из этих признаков; первый имеет меньшее значение, так как существуют виды *Hipparion* с зубами менее складчатыми, чем у древнейших *Equus*; от них и могли произойти последние. Но Павлова отказывается допустить, чтобы новый, развившийся у данной группы, признак (изолированный протокон) снова

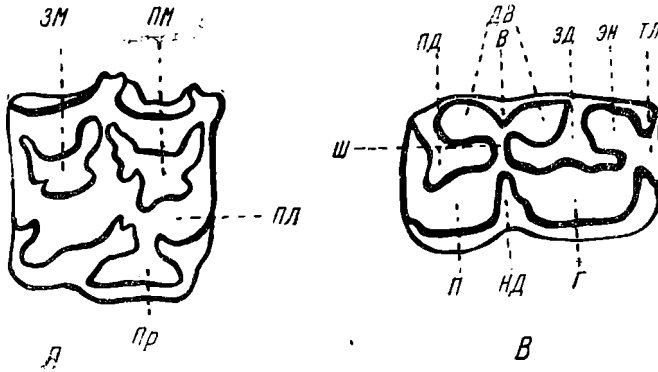


Рис. 1. Элементы коренных зубов Equidae. А. Верхний коренной зуб. пр — протокон, пл — протолоф, или передняя промежуточная лопасть, пм — передняя марка, зм — задняя марка. В. Нижний коренной зуб. п — параконид, г — гастрокоцид, пд — наружная долина, дв — двойная петля, ш — разделяющая ее выемка, ш — шейка двойной петли, эп — энтокоцид, тл — талонид, пд — передняя внутренняя долина, зд — задняя внутренняя долина.

утратился в ее дальнейшей эволюции (вторичное присоединение у *Equus*). Это и есть, по существу, единственное основание для исключения *Hipparion* из предков рода *Equus*.

Павлова возвращается к этому вопросу через 35 лет (1923—1925); критически рассматривая все высказанные за этот промежуток времени мнения, она твердо продолжает держаться своего прежнего убеждения, не прибавляя, однако, никаких новых доводов. По ее мнению, от полиморфного миоценового рода *Merychippus* отходят две независимые генетические линии: одна к роду *Hipparion*, не оставившему потомков, другая — через *Protohippus* и, может быть, *Pliohippus*, к роду *Equus*.

Точка зрения Павловой нашла сторонников, однако ее придерживаются лишь немногие. В числе их можно назвать Вейтхофера (Weithofer 1888), считающего невозможными такие повороты в эволюции признаков, какие необходимы для происхождения *Equus* от *Hipparion*, Штелина (Stehlin 1929), Мотль (Mottl 1939) и Стёртона (Stirton 1940, 1942). Напротив, Депере (Depéret 1891), Шлоссер (Schlosser 1903, 1907), Антониус (Antonius 1918), Абель (Abel 1923, 1926, 1928), Сефве (Sefve 1927), Тобиен (Tobien 1938) и многие другие принимают происхождение лошадей, по крайней мере, Старого Света, от гиппарионов. Мэтью занимает колеблющееся положение, в одних случаях высказываясь в пользу такого происхождения (1927), в других — отрицая его возможность (1926, 1928).

Особенно сложной оказывается генеалогия *Equus* в том случае, когда для лошадей Старого Света принимают происхождение от *Hipparion*, для лошадей Нового Света — от *Pliohippus* (Антониус, Абель и др.). Правда, в таких случаях американских лошадей выделяют в особый род *Neohippus*, отличный будто бы от *Equus*, но это выделение ничем не оправдывается и совершается лишь в угоду дифилетической теории. Такое схождение в один род двух значительно различающихся между собою родов совершенно не укладывается в рамки наших современных эволюционных представлений.

Крайнюю точку зрения занимает Ван Хузен (Van Hoeren 1932), считающий возможным разные подроды *Equus* (ослов, зебр, настоящих лошадей) выводить от разных видов *Hipparion*.

Таким образом, сейчас, как и раньше, противостоят друг другу две точки зрения: 1) Род *Equus* произошел, по крайней мере, в Старом Свете, от рода *Hipparion* и 2) род *Equus* произошел от американского рода *Pliohippus*, через промежуточный этап, как это теперь принимают, в лице американского же рода *Plesippus*.

Рассмотрим доводы, которые приводятся в пользу той и другой теории.

Из доводов Павловой первый, основанный на более сложной складчатой у *Hipparion* зубной эмали (более прогрессивный признак), несостоятелен уже потому, что складчатость эмали зубов эквид принадлежит к числу признаков, способных претерпевать обратное развитие. Это явствует уже из того, что у предка настоящих четвертичных лошадей (в том числе и наших домашних), плиоценовой *Equus stenorhis*, зубная эмаль была более складчатая, чем у последних (табл. 1, фиг. 9, 10), так что, по крайней мере, один раз, при переходе от *E. stenorhis* к *E. caballus*, складчатость эмали уменьшилась. А если так, то можно допустить, что такое же ослабление могло иметь место и еще раз, в среднем плиоцене, при превращении *Hipparion* в *Equus*. Кроме того, как уже указывалось, существовали виды *Hipparion* (преимущественно в Америке), эмаль которых не более, а, может быть, даже менее складчатая, чем у лошади Стенона. Как мы видели, этому доводу и сама Павлова не придает решающего значения.

Важнейший и единственный довод Павловой, вокруг которого уже более 50 лет ведется дискуссия, это — свободный протокон у гиппариона и присоединенный к протолофу у лошади (табл. 1, фиг. 5, 9, 10). Превращение гиппариона в лошадь потребовало бы вторичного присоединения протокона; вторичного потому, что когда-то, у предков гиппариона (*Mesohippus*, *Miohippus*, *Parahippus*, частью *Meruhippus*) он уже был присоединен к протолофу и у *Hipparion* отделился (табл. 1, фиг. 1, 2, 3). На основании закона Долло о необратимости эволюции такие возвращения бывших признаков невозможны.

Ввиду большой принципиальной важности вопроса остановимся на нем подробнее. Прежде всего: действительно ли закон Долло в применении к отдельным признакам не допускает исключений?

При изучении истории рода *Equus* мне удалось установить (1949), что значительное число признаков в скелете лошадей претерпело развитие, обратное по сравнению с развитием их у ряда предков. Это произошло частью при первоначальном возникновении рода, частью — при трансформации в начале плейстоцена *E. stenorhis* в *E. caballus*.

Обратное развитие этих признаков несомненно в случае происхождения *Equus* как от *Hipparion*, так и от *Pliohippus* (через *Plesippus*).

Перечислим важнейшие из них.

1. Укорочение лицевого отдела черепа после предшествующего его удлинения в ряде предков.
2. Сокращение горизонтального поперечника глазницы.
3. Выпрямление (из отклоненного назад в отвесное положение) входящей ветви нижней челюсти.
4. Уменьшение угла излома черепной оси.
5. Понижение (в суставном отделе) нижней челюсти.
6. Редукция предглазничных впадин, достигавших максимального развития у *Hipparion* и *Pliohippus*.
7. Укорочение конечностей в целом.
8. Относительное укорочение метаподий.
9. Ослабление складчатости зубной эмали (на верхних коренных зубах (см. стр. 69), и некоторые другие.

Обратное изменение этих признаков можно поставить в связь с обратным изменением условий обитания последовательных членов эволюционного ряда: постепенное остепнение и иссушение, имевшее место в жизненной обстановке ряда предков *Equus*, сменилось в верхнем плиоцене или нижнем плейстоцене похолоданием и увлажнением. Возможность в семействе Equidae развития отдельных признаков, обратного их развитию в ряду предков, я считаю доказанной. А, следовательно, присоединение протокона у лошади как будто бы не является серьезным доводом против происхождения ее от гиппариона.¹

Очевидно, что так называемый «закон Долло» следует относить ко всему организму в целом, а в формулировке его автором: «Организм не может вернуться, даже частично, к предшествующему состоянию, уже осуществленному в ряде его предков» (Dollo 1893) слова «даже частично» нужно относить к строению целого органа, но не к отдельному признаку.² Поэтому совсем не было надобности Абелью, чтобы допустить происхождение *Equus* от *Hipparion*, доказывать, что у первого протокон присоединился к протолофу не в том месте, где он был присоединен у предков *Hipparion*, и что, следовательно, имело место развитие нового признака, а не возврат к старому.³

Кроме того, присоединение протокона на пути *Hipparion* — *Equus* вообще не было бы вторичным. Вся дистальная часть коронки гипсодонтовых зубов Equidae — н о в о о б р а з о в а н и е, надстройка над брахиодонтным зубом, развившаяся на пути *Parahippus* — *Merychippus*. При этом у одних видов *Merychippus* протокон в надстроенной части стал свободным (предки *Hipparion*) (табл. 1, фиг. 4), у других — на большем или меньшем протяжении присоединился (предки *Pliohippus*) (табл. 1, фиг. 3). Таким образом, аргументация Павловой основана на недоразумении.

На строении того же протокона основываются и сторонники происхождения *Equus* от *Hipparion*. Они указывают, что протокон гиппарионов

¹ Тем более, что однажды в ряду предков такое присоединение уже состоялось: у рода *Eohippus* (ранний эоцен), предки которого имели еще отдельные элементы зуба (колонки, столбики); отделение протокона у гиппариона уже можно считать вторичным.

² Даже возврат утраченного органа оказывается не вполне исключенным: известен случай, когда была выведена раса сеп-бернарских собак с 5 пальцами на задней ноге (Weidenreich 1931).

³ Это утверждение Абели неверно и фактически: присоединение протокона у гиппариона происходит не при посредстве шпоры, как это описывает Абель, а впереди нее, т. е. там же, где и у более древних эквид. Ошибочность толкования Абели отметили Тобиен (1938) и Стёртон (1942).

свободен лишь в верхушечной части коронки, в прикорневом же ее отделе он присоединен к промежуточной лопасти, в чем эти авторы видят первый шаг к соотношению, имеющему место у *Equus*. Присоединение прогрессировало в дистальном направлении, что и привело к вполне связанному протокону лошадей.

Действительно, на верхних коренных зубах гиппарионов мы видим на жевательной поверхности протокон в виде совершенно замкнутой, овальной, у разных видов в разной степени вытянутой фигуры (табл. 1, фиг. 5). При сильном стирании в передней части этого овала появляется ключовидный выступ, сливающийся на следующей стадии стирания с протолофом (табл. 1, фиг. 6). Это слияние у разных видов *Hipparion* происходит на разном уровне коронки. У большинства европейских гиппарионов оно имеет место лишь в самых глубоких частях последней. Несколько раньше наступает оно у некоторых гиппарионов Китая (Seife 1927) и Америки (Osborn 1918). Считается, что самую значительную часть коронки занимает слившаяся часть протокона у одного из гиппарионов с острова Самоса — мелкой формы, известной в литературе под именем *H. matthewi* Abel. Эту мысль впервые высказал Антониус, и она дала ему повод видеть в *H. matthewi* предка лошади. Той же точки зрения держится и Абель, переименовавший самосского гиппариона из *H. minus* M. Pavl.¹ в *H. matthewi*. Подробное описание зубов *H. matthewi* мы находим у Тобиена (Tobien 1938) и Верли (Wehrli 1941), которые подтверждают указание Антониуса о раннем присоединении протокона у этой формы. Однако анализ данных этих двух авторов приводит к выводу, что у *H. matthewi*, как и у других самосских гиппарионов, слившаяся часть протокона занимает не более $\frac{1}{4}$ высоты коронки, то-есть не превышает высоты ее у других гиппарионов Европы. Мнение Антониуса не подтверждается.

В свете теории происхождения *Equus* от *Hipparion* верхушечная, самостоятельная часть протокона *Hipparion* представляет собою повторение филогенетически более древнего признака — свободного протокона предка этого рода — *Merychippus*, а прикорневое присоединение — новый признак, появляющийся в онтогенетически наиболее молодой части зуба. У потомков гиппариона — лошадей — это присоединение распространяется на более старую онтогенетически верхушечную его часть. Но еще и теперь у лошадей рекапитуляция на вершине коронки иногда проявляется, а в редких случаях даже и весь протокон оказывается свободным, — такие случаи приводит Павлова. В этом отношении интересен верхний премоляр *Equus princeps* (Leidy) (Osborn 1918, стр. 20, рис. 166), найденный во Флориде в верхнем плиоцене или нижнем плейстоцене (формация Pease Creek). Его длинный протокон,² типично кабаллоидной формы, на жевательной поверхности зуба совершенно свободен, что дало повод Лейди первоначально назвать эту форму *Hipparion princeps*. Однако распилы зуба показали, что уже на расстоянии около 1.5 см от вершины коронки протокон соединяется с протолофом и зуб вполне уподобляется зубу *Equus*. Антониус и рассматривает свободную часть протокона этого зуба как отголосок гиппарионовой стадии, и *E. princeps* — как форму, переходную от *Hipparion* к *Equus*, еще не вполне завершившую процесс присоединения протокона.

¹ С *H. minus* самосскую форму отождествил Шлоссер (Schlosser 1903), однако названный «вид» описан Павловой (1889) по таким незначительным остаткам (дистальный конец одной метаподии), что отождествление с ним невозможно.

² Индекс его длины к длине зуба, рассчитанный по рисунку, равен 40.9

Изложенный ход рассуждения сторонников происхождения *Equus* от *Hipparion* кажется на первый взгляд убедительным. Однако все приведенные факты допускают также и иное, противоположное толкование.

Укажем прежде всего, что нельзя расценивать особенности зубов по тому, на каком уровне коронки они проявляются. Далеко не все они подчиняются основному биогенетическому закону. Уже одно то, что на самой ранней стадии оформления зачатка коренного зуба лошади (Kürper 1937) он образует на дистальной поверхности две замкнутые удлинённые впадины («Zahnbechet» автора), показывает, что правильной рекапитуляции нет: замкнутые или почти замкнутые впадины (марки верхних и внутренние долинки нижних) появляются на зубах эквид только в среднем миоцене — у рода *Merychippus*. Таким образом, все предшествующие, бугорчатые и суббугорчатые стадии из онтогенеза *Equus* выпадают. В дальнейшем от краев первичных впадин вырастают в виде полсс или лент все элементы будущего зуба, на следующей стадии срастающиеся вместе, причем срастание идет от основания коронки к ее вершине. Является ли этот порядок повторением хода событий в филогенезе, то-есть, произошло ли у *Parahippus* при превращении его в *Merychippus* сначала увеличение длины всех элементов зуба, а затем — срастание их между собою — не выяснено. На следующей стадии начинается обызвествление зуба на верхушке коронки, и далее этот процесс распространяется центростремительно, причем нарастание зуба в основании коронки продолжается. Следовательно, более древние признаки должны были бы проявляться на верхушке коронки, более молодые — ближе к ее основанию. На самом же деле, целый ряд особенностей зубов принимает по направлению к корню более архаичный характер, в чем я убедилась при изучении зубов гиппарионов на разных стадиях стирания. Таковы: ослабление складчатости эмали, укорочение протокона, более глубокое проникновение в нижний коренной зуб наружной долинки, сокращение в длину задней внутренней долинки, слияние энтоконида с гипоконидом и др.

Может быть, лишь процесс слияния зуба из элементов подчиняется основному биогенетическому закону (см. выше трактовку Кюпфера), чем и объясняется проявление в верхушечной части зубов незамкнутых марок (*Hipparion*, *Equus stenonis*) и случаи свободного на верхушке протокона у рода *Equus*, описанные выше (примеры Павловой, *E. excelsus*, иногда *E. stenonis*).

Случаи освобождения протокона на верхушке можно толковать не только как рекапитуляцию гиппарионового строения, так же, как присоединение протокона гиппарионов в основании — не только как предвосхищение строения его у *Equus*. Очень вероятно, что и то, и другое восходит к миоценовому роду *Merychippus*. Этот род, являющийся предком для всех более поздних эквид, отличается чрезвычайной изменчивостью в строении зубов. Различают ряд видов, которые, однако, невозможно разграничить ввиду большой индивидуальной изменчивости зубных признаков (подробно см. Vode 1934). В частности, встречаются зубы как с отделенным почти до основания коронки, так и со слитым почти до ее верхушки протоконом (табл. 1, фиг. 3, 4); у одних видов преобладает один тип, у других — другой.¹ Когда при возникновении (между нижним и средним миоценом) рода *Merychippus*, первого гипсодонтного рода в семействе, все элементы зубов стали удлиняться,

¹ Первый тип Стёртон (1942) называет гиппарионовым, второй — плиогипсодонтным.

большая часть их слилась со своими соседями в гребни, повторяя тип слияния у брахиодонтных зубов предшественников (*Miohippus*, *Parahippus*) или даже прогрессируя в этом смысле (замкнутые марки верхних коренных появляются у *Merychippus* впервые). Однако протокон отстал в этом процессе от других элементов зуба и слияние его у разных видов *Merychippus* остановилось на разных уровнях коронки.

Легко представить себе, что в дальнейшем какая-то из форм *Merychippus* с зубами гиппарионового типа преобразовалась в род *Hipparion*; разный уровень слияния протокона у разных видов последнего есть следствие различно далеко зашедшего процесса слияния, повторяющего и продолжающего тот же процесс у *Merychippus*. Интересно часто повторяющееся в роде *Hipparion* сочетание слабой складчатости эмали с высоко соединенным протоконом (гиппарионы Америки) и сильной складчатости — со свободным почти до основания (гиппарионы Европы). Тот и другой тип связаны, очевидно, с пищей разной степени ксерофитности: соединенный протокон прочнее, более противостоит распатывающему воздействию бокового давления при жевании, чем свободный, а слабоскладчатая эмаль свойственна лошадям сухих степей и пустынь (правило Антониуса). Ту же корреляцию отмечает Бодэ (1934) для видов *Merychippus*.¹

С другой стороны, какая-либо форма *Merychippus* плиогиппоидного типа могла послужить родоначальником рода *Pliohippus* с его почти до вершины слитым протоконом и простой нескладчатой эмалью (табл. 1, фиг. 7, 8). В дальнейшем этот род мог превратиться в *Plesippus* и далее в *Equus*. Эволюция этой линии должна была, очевидно, протекать в более засушливой обстановке, чем эволюция линии *Hipparion*, что документируется, кроме строения зубов, переходом *Pliohippus* к однопалости.

В свете изложенного толкования, присоединение протокона у гиппарионов является не шагом вперед на пути присоединения в *Equus*, а признаком, унаследованным от предка, когда присоединение имеет место в самом основании коронок, или особенностью, развившейся параллельно той же особенности у рода *Equus*, хотя и не достигшей такой же степени, — когда оно захватывает значительную часть прикорневого отдела. Свободный на вершине протокон, когда он проявляется у *Equus*, представляет собою атавистическую рекапитуляцию, но не гиппарионовой, а мерикгиппоидной стадии.

Изложенного толкования придерживаются Павлова (1925), Штелин (1929), Мотль (1939), Стёртон (1942).

Таким образом, неубедительным является не только единственный довод *п р о т и* в возможности происхождения *Equus* от *Hipparion*, но и основной довод *в п о л ь з у* вероятности такого происхождения. И сейчас мы опять стоим перед нерешенным вопросом и должны искать путей для его разрешения. Рассмотренный выше случай диаметрально противоположных толкований одних и тех же фактов заставляет поднять прин-

¹ Однако это правило не абсолютно. Повидимому, в отношении складчатости зубной эмали существуют два пути приспособления к более жесткой пище: увеличение складчатости, причем эмалевый слой остается тонким, и ослабление складчатости при одновременном утолщении эмали. Первым путем пошло развитие зубов *Hipparion* из зубов *Merychippus* и зубов *Equus stenonis* из зубов *Pliohippus*. Второй путь наблюдается у разных видов в пределах родов *Merychippus*, *Hipparion* и *Equus*. Особенно труден для понимания переход от *E. stenonis* к *E. caballus*, когда увлажнению климата (смягчению пищи) сопутствовало не увеличение, а уменьшение складчатости, но не сопровождаемое, как в других случаях, утолщением эмалевого слоя, то-есть как бы возврат к исходной стадии ранних *Merychippus*. Почему в одних случаях эволюция идет по одному пути, в других по другому — неизвестно.

ципиальный вопрос: чем же следует руководствоваться при построении филогенетических рядов?

В процессе работы над эволюцией лошадей выяснились два принципа, которые кажутся мне существенными.¹

1. ПРИНЦИП СОВОКУПНОСТИ НЕОБРАТИМЫХ ПРИЗНАКОВ

Выше было изложено, что у *Equus* отдельные признаки могут изменяться в направлении, обратном их предшествовавшей эволюции. Характерно, однако, что в приведенном нами перечне таких «обратимых» признаков (стр. 70) почти все они касаются пропорций разных частей скелета, размеров, углов наклона; структурных особенностей в их числе нет, если не считать уменьшения предглазничной ямки и, что особенно важно для нас, в их числе отсутствуют структурные особенности зубов, за исключением складчатости зубной эмали — признака, вообще очень пластичного. Изучение зубов рода *Equus* показало, что они отличаются значительной консервативностью в смысле направления эволюции. Целый ряд зубных признаков лошадей не возвращается к типу их у предков, но или сохраняет уровень, достигнутый ими у последних предшествующих стадий (независимо от того, происходит ли *Equus* от *Hipparion* или от *Pliohippus*), или продолжает эволюцию в прежнем направлении. Таковы следующие признаки: высота коренных зубов; толщина цемента, исчезновение волчьего зуба (pd^1), длина протокона верхних коренных, степень замкнутости их марок, глубина наружной долилки нижних коренных, обособленность их двойной петли, степень развигтия чашечки на резцах. Насколько нам известно, эти признаки имеют единообразное направление эволюции не только в пределах рода *Equus*, но и в группе Equidae в целом. Нам известен лишь один признак в зубах этого семейства, обладающий пластичностью, это — складчатость зубной эмали. Появляясь у *Meryc-hippus*, она усиливается несколько у некоторых *Pliohippus* и *Plesippus* и особенно сильна на верхних коренных зубах *Hipparion*; у *Equus stenopis* она сильнее, чем у *Plesippus*, и слабее, чем у европейских форм *Hipparion*;² у потомков *E. stenopis* — у лошадей, зебр, ослов и, особенно, у полuosлов — она снова ослабевает (см. табл. 1).

Кроме строения зубов, единообразным направлением изменений в семействе Equidae обладают признаки, связанные с уменьшением и исчезновением боковых пальцев. В частности, у *Equus* еще в плейстоцене продолжается постепенное исчезновение отголосков былой трехпалости (а этих отголосков много, и они разнообразны), несмотря на то, что для форм, живущих в условиях влажного климата и мягкого грунта (например, в приледниковых лесотундрах), выгодно было бы восстановить боковые пальцы. Вместо этого у них лишь сильно расширяется копыто их единственного пальца.³

Присуще ли однозначное направление эволюции данных признаков — структурных особенностей зубов и изменений в числе пальцев — только семейству Equidae, или это правило распространяется и на других млекопитающих — этот вопрос требует специального изучения.

¹ Я совершенно не думаю, что предлагаемые здесь принципами исчерпываются все возможные принципы филогенетических построений. Напротив, необходимо и дальше работать в том же направлении.

² Здесь речь идет только о складчатости эмали в е р х и х коренных, на нижних процесс идет несколько иначе (см. ниже).

³ Эта группа признаков, по видимому, следует «закону Долло». Если и бывает случай уклонения в обратном направлении, то они имеют лишь индивидуальный характер.

Необратимость признаков зубов лошадей делает их особенно пригодными для выяснения филогенетических связей, и я считаю возможным руководствоваться следующим принципом:

Если происхождение рода (или вида) А от рода (или вида) В предполагает для ряда заведомо необратимых в изучаемой группе признаков необходимость их обратного (по отношению к предшествующему) развития, то происхождение А от В мало вероятно. Более вероятно происхождение А от такой формы (В), по отношению к которой все необратимые признаки А представляют собою или одинаковый с нею уровень эволюции или дальнейший шаг в том же направлении, что и у предков В.

Мы говорим лишь о большей или меньшей вероятности, а не о несомненности потому, что необратимость того или иного признака познается чисто эмпирически, и уверенности в ее абсолютном значении никогда нет; по всей вероятности, эта необратимость (как и обратимость) всегда относительна. Поэтому следует основываться не на одном признаке, а на возможно большем числе их.

Как видно из предыдущего, пользование этим принципом требует хорошего знания эволюции признаков всей группы. Возможно, впрочем, что необратимость эволюции строения зубов свойственна всем млекопитающим, так же, как пластичность таких признаков, как размеры и пропорции.

2. ПРИНЦИП НЕПРЕРЫВНОСТИ РАЗВИТИЯ

Вместе с большинством современных исследователей я принимаю положение о постепенности и непрерывности развития. Каждая форма превращается в другую путем ряда промежуточных этапов, каждый из которых переходит в последующий путем сдвигания средних и крайних величин изменяющихся признаков. В тех случаях, когда палеонтология не обнаруживает этой постепенности, это объясняется или пробелами в наших знаниях или значительным ускорением эволюционного процесса, в связи с чем, естественно, легко могут выпасть промежуточные звенья. Такое ускорение может быть или следствием сравнительно быстрого и резкого изменения жизненных условий или существованием переломного момента в функции органа, после которого развитие его идет по новому пути. Примером может служить быстрое укорочение боковых пальцев у рода *Pliohippus* после того, как они перестали касаться земли и утратили опорную функцию. В этом случае, очевидно, играли роль оба указанных фактора. Однако непрерывность развития, без сомнения, и здесь имела место.

Это положение позволяет нам принять следующий принцип, которым уже давно руководится филогенетика.

Если в хорошо изученном палеонтологически отрезке времени форма А являет в ряде признаков резкие перерывы с непосредственно ей предшествующей формой В и, напротив, значительную постепенность в изменении признаков — с другой, также ей предшествующей, формой В, то происхождение А от В более вероятно, чем от Б. И здесь можно говорить лишь о большей или меньшей вероятности, так как никогда не исключена возможность, что новые открития заполнят пробел между А и Б.

Высказанные здесь принципы попробуем применить к вопросу о происхождении рода *Equus*.

I

Как показано выше, в семействе Equidae особой консервативностью в направлении эволюции отличаются структурные особенности зубов, лишь с трудом допускающие обратное развитие.¹ Между тем, в зубах *Hipparion* есть ряд признаков, которые при превращении в род *Equus* потребовали бы такого обратного развития. Напротив, те же признаки являют совершенно непрерывный эволюционный путь у ряда *Merychippus* — *Pliohippus* — *Plesippus* — *Equus*. Рассмотрим эти признаки.

1. Форма двойной петли нижних коренных

У гиппарионов разделяющая двойную петлю (рис. 1, дв) выемка (в), являющаяся выходом на жевательную поверхность жолоба, проходящего вдоль всей высоты зубной призмы, широко округла на дне (табл. 2, фиг. 4—6) в форме U. У древнейших и более примитивных представителей *Equus* (*E. stenorionis*, зебры) эта выемка узкая, заостренная на вершине в форме V (табл. 2, фиг. 9). *Pliohippus* (табл. 2, фиг. 7) и *Plesippus* (табл. 2, фиг. 8) имеют такую же выемку, как *E. stenorionis*, так же, как, в большинстве случаев, и *Merychippus* (табл. 2, фиг. 2, 3). Правда, Боде (1934) указывает, что и у последнего иногда встречается широкая, округлая выемка, но это, повидимому, лишь в редких случаях. Последний тип можно, распространяя названия, данные Стёртоном для типов строения протокона, и на другие признаки зубов *Merychippus*, назвать гиппарионовым типом, а обычный тип выемки у *Merychippus* — плиогиппоидным. И у более древних эквид, у которых уже оформлена двойная петля, например, на слабо стертых зубах *Parahippus*, выемка ее имеет плиогиппоидный характер.

Таким образом, развившийся у *Hipparion* тип выемки двойной петли (вероятно, через гиппарионовый тип *Merychippus* как промежуточную ступень), чтобы превратиться в тип ее у древнейших *Equus*, должен был утратить свой характер и вернуться к прежнему пути эволюции выемки Equidae. Правда, у более поздних и наиболее прогрессивных представителей рода *Equus* — у *E. caballus* (настоящих лошадей) выемка двойной петли делается также широко округлой (табл. 2, фиг. 12, 13), но уже совершенно иной форме строения лопастей, слагающих последнюю и отличающихся от лопастей как *Hipparion*, так и *E. stenorionis*.² Это кабаллоидное расширение выемки не может никак служить показателем происхождения *Equus* от *Hipparion*, так как развилось из плиогиппоидного типа ее у *E. stenorionis*. Этот признак является лишь параллельным у *E. caballus* и у *Hipparion*, возникшим у второго — с верхнего миоцена, у первой — лишь с нижнего плейстоцена.

2. Форма передней внутренней долилки нижних коренных

Передняя долинка (рис. 1, пд) у *Hipparion* всегда симметрична: на слабо стертых зубах передненааружный и задненааружный углы ее вытя-

¹ За исключением степени складчатости зубной эмали (см. выше).

² Форма лопастей двойной петли, имеющая большое значение в систематике и филогении рода *Equus*, для интересующего нас здесь вопроса роли не играет.

нуты наружу в виде рогов (табл. 2, фиг. 4—6).¹ У всех *Equus*, особенно ясно на премолярах, передняя долинка резко асимметрична, так как оттянут наружу в форме рога только передненааружный ее угол (табл. 2, фиг. 9, 12—14). Если моляры *Equus* и уподобляются иногда в описываемом отношении зубам *Hipparion*, то зубы последнего никогда не имеют передней долинокки, подобной таковой на зубах *Equus*. *Pliohippus* и *Plesippus* имеют такую же асимметричную, косую переднюю долинку, как *Equus* (табл. 2, фиг. 7, 8, 11); что касается *Merychippus*, то у него, повидимому, обычен также плиогиппоидный тип передней долинокки (табл. 2, фиг. 2, 3); гиппарионовый мне неизвестен.²

Признак этот, различающий роды *Hipparion* и *Equus*, очень постоянен. Для *Hipparion* он специфичен и, повидимому, появился у него при развитии из *Merychippus*; при преобразовании *Hipparion* в *Equus* он должен был бы утратиться снова.

3. Форма задней внутренней долинокки нижних коренных

Задняя долинка (рис. 1, зд) у *Hipparion* (табл. 2, фиг. 4, 5) на премолярах на своем переднем конце вытянута и отогнута внутрь, так что вершина наружной долинокки (рис. 1, нд) приходится против этого конца, препятствующего ее проникновению в шейку двойной петли (ш). На молярах отгиба переднего конца задней долинокки нет и наружная долинка свободно входит в шейку (табл. 2, фиг. 6). На премолярах *Equus* наружная долинка хотя и не входит в шейку двойной петли, но лежит почти прямо против нее, так как нет свойственного гиппарионам вытягивания и отгиба переднего конца задней долинокки (табл. 2, фиг. 9, 12, 14). У *Pliohippus* и *Plesippus* мы видим то же строение задней долинокки премоляров, что у *Equus* (табл. 2, фиг. 7, 8). *Merychippus* представляет собою более примитивную стадию, чем *Hipparion* и *Equus*, так как у него во многих случаях и на премолярах наружная долинка еще проникает в шейку двойной петли (табл. 2, фиг. 1), в тех же случаях, когда этого нет (табл. 2, фиг. 3), ни гиппарионовый, ни плиогиппоидный тип еще не выражены достаточно ясно. При происхождении *Equus* от *Hipparion* последний должен был утратить приобретенный им тип специализации задней долинокки.

4. Добавочные элементы на нижних молочных коренных

Эти образования доставляют довольно много данных для интересующего нас вопроса. На молочных зубах *Hipparion* в наружной долинке, разделяющей протоконид (рис. 1, п) от гипоконида (г), почти всегда имеется хорошо развитый столбик (табл. 3, фиг. 1, эс), являющийся, повидимому, производным воротничка, от которого он начинается двумя ножками. Этот столбик, или эктостилид,³ отсутствует у всех остальных родов эквид, включая и *Equus* (табл. 3, фиг. 2, 3); лишь в редких случаях он встречается у *Merychippus*. Он представляет собою, таким образом, специфическое приобретение *Hipparion*. Развившийся и сделавшийся постоянным у этого рода, он должен был снова утратиться у *Equus*, что мало вероятно

¹ При более сильном стирании оба рога сильно укорачиваются.

² Изображений нижних коренных зубов *Merychippus* в литературе имеется значительно меньше, чем изображений верхних.

³ По Стёртону (1941) — протостилид.

не только ввиду консервативности зубных признаков Equidae, но и потому, что добавочные элементы на зубах *Hipparion* в процессе эволюции прогрессивно усиливаются: они переходят и на постоянные зубы и сильнее всего развиты у плейстоценовых гиппарионов Африки. Такое исчезновение было бы тем более странным, что одновременно должен был возникнуть другой добавочный столбик (или складочка) на нижних молочных коренных — задненаружный столбик, или гипостилл, свойственный только *Equus stenonis* и зебрам и отсутствующий у *Hipparion* (табл. 3, фиг. 2, гс). Одновременный прогресс и регресс образований, имеющих примерно одинаковое функциональное значение, очень мало вероятен.

5. Строение талонида M_3

Задний отдел заднего нижнего коренного зуба у *Hipparion* (табл. 2, фиг. 6) тройной, так как он состоит из энтоконида (рис. 1, эн) и двураздельного талонида (тл). У всех представителей *Equus* задний отдел M_3 — двойной и состоит из энтоконида и простого талонида (табл. 2, фиг. 13). Это родовое отличие чрезвычайно постоянно; исключения у того и другого рода очень редки; для гиппариона они встречаются у самосских форм, для лошадей — мне неизвестны. У *Pliohippus* и *Plesippus* талонид M_3 устроен так же, как у *Equus* (табл. 2, фиг. 10, 11), у *Merychippus* встречается как тот, так и другой тип, хотя плиогиппоидный более обычен. И в этом случае, как и в разобранных выше, специфический признак рода, возникший у *Merychippus* и закрепившийся у *Hipparion*, должен был бы исчезнуть при преобразовании последнего в *Equus*.

6. Чашечка на нижних резцах

Замечательное образование на резцах эквид, представляющее собою карманообразное впячивание на вершине коронки и добавляющее два лишних эмалевых гребня на жевательной поверхности резцов, очень показательно. На нижних¹ резцах у многих зебр оно еще совершенно зачаточное и представляется в виде маленьких бугорков, сидящих в основании лингвальной поверхности коронки, или, в лучшем случае, в виде двух небольших боковых складочек (табл. 3, фиг. 6).² Это — лишь зачаток будущей чашечки. Почти полное отсутствие чашечки необходимо предполагать на нижних резцах у плиоценовой *Equus stenonis*, к которой зебры очень близки; к сожалению, резцы, *E. stenonis* нам неизвестны. В дальнейшем чашечка на нижних резцах прогрессирует: у *Asinus* и некоторых зебр (*E. grewyi*, табл. 3, фиг. 7) она на I_1 и I_2 уже совершенно сформирована и остается зачаточной только на I_3 и, наконец, как правило, замкнута на всех резцах *E. caballus*³ (табл. 3, фиг. 8). Единственный известный мне случай полного отсутствия чашечки на всех нижних резцах *Equus* — это примитивная во многих отношениях плейстоценовая лошадь Калифорнии, *E. occidentalis* Leidy (Schultz 1938, табл. 14, фиг. 1, а). Очень слабо развитая чашечка на I_3 проявляется иногда атавистически и у домашних лошадей (табл. 3, фиг. 9).

Оказывается, что у *Hipparion* во всех известных мне случаях чашечка нижних резцов недоразвита или отсутствует только на наружных резцах — на I_3 ; на I_1 и I_2 она совершенно замкнута, как у *Equus caballus* (табл. 3,

¹ На верхних резцах все чашечки развиты уже со стадии *Parahippus*.

² См. также van Noeren 1940.

³ У *Hemionus* степень ее развития промежуточна между *Asinus* и *Equus caballus*.

(фиг. 4, 5). Таким образом, стадия развития чашечки у *Hipparion* приблизительно соответствует таковой *Asinus*.

Резцы ископаемых эквид описываются и изображаются редко. У *Parahippus* (нижний миоцен) чашечка на всех нижних резцах отсутствует. Немногие изображенные в литературе нижние резцы *Merychippus* находятся на том же уровне эволюции, как резцы *Hipparion*, то-есть достигли гиппарионовой стадии; мы можем лишь гадать, что в этом роде имеются формы и с более примитивной стадией их развития. Резцы *Pliohippus* нам неизвестны; у *Plesippus* мы знаем резцы более прогрессивные, чем у зебр, и более примитивные, чем у *Hipparion*.

Так или иначе, резцы *Hipparion* прогрессивнее, чем резцы древнейших *Equus*, и происхождение второго рода от первого потребовало бы обратного развития признака. Это мало вероятно; мы предполагаем эволюцию от неизвестных нам примитивных (без чашечек) типов резцов *Merychippus* к таким же типам *Pliohippus* и *Plesippus* и к примитивному типу *Equus stenorhis* и зебр. Весь этот путь пока гипотетичен.

Все перечисленные выше признаки зубов при допущении эволюции *Hipparion* — *Equus* должны были преодолеть путь развития, обратный предшествующему. При допущении эволюции от *Pliohippus* через *Plesippus* к *Equus* развитие этих признаков шло в одном направлении (для 6-го признака пока гипотетично). Согласно первому из принятых нами принципов и принимая во внимание консервативность зубных признаков в семействе Equidae, второй путь эволюции более вероятен.

II

Даже если допустить для всех признаков предшествующего раздела возможность их обратного развития и эволюцию их от типа *Hipparion* к типу *Equus*, препятствием является отсутствие переходов этих признаков от первого рода ко второму. Особенно показательны в этом отношении поздние гиппарионы, у которых естественнее всего ждать промежуточных стадий: среднеллюценовые гиппарионы (*H. crassum* Gerv.) из Руссильона (см. Depéret 1891), верхнеплиоценовые (*H. sinense* Sef.) из Китая (Sefve 1927) и плейстоценовые гиппарионы Африки (Pomel 1897; Joleaud 1933); выемка двойной петли не обнаруживает у них ни малейшей тенденции к сужению, передняя внутренняя долинка остается симметричной, с двумя ясными рогами, задняя долинка на премолярах (не сильно стертых) преграждает вход в шейку двойной петли наружной долинке, эггостилид не только не исчезает, но иногда (у африканских), напротив, увеличивается и делается постоянным даже и на зубах второй генерации, гипостилид не появляется, талонид M_3 остается строго трехлопастным. Неизвестны также случаи отсутствия у гиппарионов чашечек на всех нижних резцах (правда, для более поздних видов сведений о резцах не имеется). Напротив, в линии *Pliohippus* — *Plesippus* — *Equus* все эти признаки или остаются постоянными, или возникают в ней впервые (гипостилид у *E. stenorhis*), или, наконец, совершают эволюцию в одном и том же направлении (предположительно — чашечка резцов). Во всяком случае, резких перерывов в эволюции этих признаков не наблюдается.

Кроме зубных, имеются и другие очень существенные признаки, для которых неизвестны промежуточные стадии между *Hipparion* и *Equus*. Сюда относится, прежде всего, строение конечностей. Все гиппарионы трехпалы; правда, боковые пальцы развиты у разных видов в разной степени, однако у более поздних видов не замечается сокращения их по сравнению с более ранними. Правда, Депере (Depéret 1891) утверждает для

среднеплиоценового *H. crassum* сокращение боковых метаподий и утолщение средних, но критический просмотр его доводов этого не подтверждает. У всех известных гиппарионов имеются хорошо развитые боковые пальцы, в том числе и у верхнеплиоценового американского *H. phlegon* (Stirton 1940) и у верхнеплиоценового китайского *H. sinense* (Teilhard et Piveteau 1930). Напротив, уже древнейшие, также верхнеплиоценовые лошади (*Equus stenonis*) однопалы: их боковые пальцы исчезли совершенно, а от боковых метаподий остались грифельные косточки, сильно укороченные и на дистальном очень тонком конце заканчивающиеся маленьким утолщением. Переходные стадии к однопалости имеются в линии *Pliohippus* — *Plesippus* — *Equus*: от более примитивных видов *Pliohippus* с боковыми, но уже сильно уменьшившимися пальчиками, через виды с одними боковыми метаподиями (фаланги пальцев исчезли), но еще имеющими ту же длину, что у трехпалых форм, — лишь немногим короче, чем средние метаподии (*Pl. pernix*, *Pl. lullianus*, см. Osborn 1918), к *Plesippus* и древнейшим *Equus*, у которых сохранились лишь грифельные косточки.

Учитывая все приведенные факты и принимая во внимание принцип непрерывности развития, мы вынуждены признать, что и в этом отношении происхождение *Equus* от *Pliohippus* более вероятно, чем от *Hipparion*. Нет сомнения, что и в строении черепа найдутся признаки, представляющие разрыв между *Hipparion* и *Equus* и, напротив, непрерывный ход эволюции от *Pliohippus* к *Equus*.¹ Надо, однако, оговориться, что наиболее поздние гиппарионы (средне- и верхнеплиоценовые), среди которых следует искать переходные формы, изучены сравнительно мало, а потому условие для пользования принципом непрерывности развития выполнено не в полной мере.

Кроме изложенных выше, имеется еще одно обстоятельство, заставляющее нас отдать предпочтение теории *Pliohippus* — *Equus*, которое мы затрудняемся подвести под какой-либо общий принцип построения филогенезов. Как известно, гиппарионы, особенно в Европе, отличаются исключительным обилием мелких складочек на верхних коренных зубах (табл. 1, фиг. 5); складчатость эта у них максимальна для всего семейства Equidae, она значительнее даже, чем у *Equus stenonis* (табл. 1, фиг. 9), не говоря уже об *E. caballus* (табл. 1, фиг. 10).² В то же время оказывается, что на нижних коренных зубах складчатость эмали у гиппарионов очень незначительна: даже на дне задней долилки (рис. 1, зд) и даже на ранних стадиях стирания обычно имеются лишь 1—2 крупных волнообразных изгиба и лишь в редких случаях — одна глубокая входящая складочка. Это относится почти ко всем видам гиппарионов. Напротив, у древнейших лошадей (*E. stenonis*, *E. süsbornensis*) при более слабой, чем у европейских *Hipparion*, складчатости верхних коренных, складчатость нижних значительная; особенно заметно это на слабо стертых зубах. В дне задней долилки у них имеется до 5 глубоких входящих складочек (табл. 2, фиг. 14); при стирании они мельчают и исчезают. Таким образом, при трансформации *Hipparion* в *Equus* должно было произойти одно временно значительное ослабление складчатости эмали на верхних коренных зубах и значительное усиление ее — на нижних. Хотя складчатость эмали принадлежит к признакам пластичным, способным изменяться как в одном, так

¹ Как это ни странно, но череп *Hipparion* еще очень слабо изучен. Я надеюсь до некоторой степени пополнить этот пробел в ближайшем будущем.

² Эта сильная складчатость — один из доводов М. Павловой против теории *Hipparion* — *Equus* (см. выше).

и в другом направлении, но такая одновременная эволюция в прямо противоположных направлениях признаков, одинаковых морфологически и явно однозначных в функциональном смысле, очень мало вероятна. Иначе обстоит дело в линии *Pliohippus* — *Equus*. У *Merychippus*, несомненного предка как *Equus*, так и *Hipparion*, складчатость эмали, вообще говоря, изменчива и никогда не бывает особенно значительна — ни на верхних, ни на нижних зубах (табл. 1, фиг. 3, 4; табл. 2, фиг. 1—3).

Уже у некоторых видов *Pliohippus* отмечается увеличение складчатости эмали как на верхних, так и на нижних зубах; такого же примерно уровня держится этот признак и у *Plesippus* (см. рисунки: Schultz 1936; Gazin 1936). Еще более усиливается складчатость эмали и верхних и нижних зубов у европейской верхнеплиоценовой *E. stenorhis* (табл. 1, фиг. 9; табл. 2, фиг. 14) и ее ближайших потомков,¹ чтобы после, в плейстоцене, у настоящих лошадей (*E. caballus* s. l.) снова ослабеть в обеих челюстях (табл. 1, фиг. 10; табл. 2, фиг. 12). Таким образом, в линии *Pliohippus* — *Equus* наблюдается более или менее параллельное однозначное изменение степени складчатости зубной эмали в обеих челюстях, сначала прогрессирующее, затем (с раннего плейстоцена) — снова убывающее. Напротив, в линии *Hipparion* произошло резкое возрастание складчатости эмали на верхних и нижних коренных зубах, достигшее высшей для всего семейства степени у европейских форм рода, при минимальной складчатости нижних коренных, сохранивших в этом отношении тип наиболее отсталых форм *Merychippus*. Таким оставался этот признак у *Hipparion* вплоть до угасания рода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Три различных пути обоснования приводят нас к принятию теории происхождения *Equus* от *Pliohippus*, как наиболее вероятной на настоящем уровне наших знаний. Научная интуиция не обманула М. В. Павлову, хотя доводы, приведенные ею, мало убедительны. Повидимому, в среднем миоцене из рода *Merychippus*, находившегося в это время в своем расцвете, очень богатого как по числу особей, так и по числу видов и по разнообразию индивидуальных уклонений, начали выделяться две эволюционные ветви: ветвь *Hipparion* и ветвь *Pliohippus*. Уже у *Merychippus* можно заметить в разных случаях признаки то одной, то другой ветви; эволюция этого рода в два других совершенно непрерывна. В верхнем миоцене род *Hipparion* распространяется в Старый Свет, где расселяется по трем материкам, образуя большое богатство форм; здесь он господствует до верхнего плиоцена (а в Африке, повидимому, и дольше), в изобилии населяя степи тех эпох. Род *Pliohippus* эволюционирует в Америке в направлении приспособления к более ксерофитной обстановке: переходит к однопалости и развивает более высокие и прямые зубы. Наиболее прогрессивные формы этого рода, верхнеплиоценовые, выделены (Matthew 1924) в род *Plesippus*. Этот род дает новую волну иммигрантов в Старый Свет, где он находит в верхнем плиоцене подходящую для себя обстановку, ставшую к этому времени более засушливой, и везде быстро вытесняет род *Hipparion*, который проходит к этому времени некоторые параллельные плиогиппоидной линии шаги по пути эволюции (повышение зубной коронки и пр.), однако не смог пройти этого пути до конца. В Старом Свете *Plesippus* выступает перед нами в лице *Equus stenorhis* в Европе и Африке и *E. si-*

¹ Как в роде *Hipparion*, так и в роде *Equus* европейские формы имеют наиболее складчатые зубы, американские — наименее складчатые.

valensis и *E. sanmeniensis* в Азии, — форм, в подродевом отношении очень близких, если не тождественных с *Plesippus*.¹ Далее начинается сложная история рода *Equus*, изложение которой уже не входит в задачу настоящей статьи.

Различия в характере протокона (изолированность и связанность) у *Hipparion* и *Equus* я склонна, следуя в основном за Павловой, объяснять следующим образом. Свободный вначале у *Merychippus* протокон (удлинившийся при повышении коронки в виде изолированного столбика) стал уже в пределах этого рода соединяться с протолофом; это соединение шло от основной части коронки к верхушечной и у разных видов *Merychippus* достигло различной степени. Формы с протоконом, слившимся на значительном протяжении (плиогиппоидные), дали начало ветви *Pliohippus* — *Equus*, в которой слияние стало полным; формы с протоконом, слившимся лишь на небольшом протяжении от основания коронки (гиппарионовые), трансформировались в род *Hipparion*. Однако и в пределах последнего у некоторых видов еще продолжался некоторое время процесс распространения слияния протокона к вершине коронки, параллельный такому же процессу в плиогиппоидной линии, но не зашедший так далеко, как в последней. Отсюда — различие в степени слияния у разных видов *Hipparion*. Свободный на вершине протокон некоторых *Equus* — отголосок мерикгиппоидной стадии. По всей вероятности, слияние протокона во всех случаях объясняется большей ксерофитностью пищи — мостик, соединяющий его с протолофом, укрепляет его и препятствует расшатыванию зуба при жевании. Стёртон (1942) пишет, что большая часть американских палеонтологов недоумевает, отчего так упорно держится мнение о происхождении *Equus* от *Hipparion*, когда так много фактов свидетельствует в пользу теории *Pliohippus*—*Equus*. На наш взгляд это объясняется тем, что европейские палеонтологи, хорошо знакомые с обильными остатками гиппарионов и знающие роды *Pliohippus* и *Plesippus* лишь по литературным, часто поверхностным, данным, находятся под впечатлением значительного сходства скелетов *Hipparion* и *Equus*; теории о генетической связи между этими родами и исходят почти исключительно от палеонтологов Европы. Кроме того, всегда кажется более естественным принять эволюцию на месте, чем допустить иммиграцию извне.

Автор настоящей статьи, вначале пораженный промежуточным характером большого числа признаков в строении костей конечностей у *Equus stenonis* между признаками их у *Hipparion* и у *E. caballus*, также испытывал сильное искушение связать генетически эти три группы. Однако детальное изучение зубов *Hipparion* заставило его отказаться от этого предположения. Указанная промежуточность лошади Стенона объясняется тем, что она является переходным этапом между трехпалой и однопалой стадиями эволюции; кости конечностей ее еще имеют многочисленные отголоски трехпалой стадии (позже у *E. caballus* исчезающие) и потому в одинаковой степени могут указывать на родство как с *Pliohippus*, так и с *Hipparion* (см. Громова 1949).

ДОБАВЛЕНИЕ

В самое последнее время появились новые, своеобразные теории происхождения рода *Equus*. Мэк Гру (McGrew 1944) строит две, совершенно независимые линии развития, отдельные с нижнего плиоцена (!). Одна —

¹ Очень возможно, что обнимающий все эти виды подрод (*Plesippus*) будет включен в род *Equus*.

от *Pliohippus* к роду *Hippotigris*, включающему *E. stenorius*, *Plesippus* и зебр, другая — от *Astrohippus* (род, выделенный из *Pliohippus* и отдаленно напоминающий *Equus* формой двойной петли, протоконом более удлиненным и отсутствием гипостилида pd_3) к роду *Equus*. Но так как в Америке между средним плиоценом (*Astrohippus*) и средним плейстоценом (когда, по Мэк Гру, появляется первая лошадь) представителей этой линии нет, то эволюция ее произвольно переносится в Старый Свет, хотя оттуда известен не только сам *Astrohippus*, будто бы переселившийся туда в верхнем плиоцене из Америки, но и ни один член этой линии, кроме самого *Equus*. Все это делается на том основании, что у настоящих лошадей нет гипостилида на dp_3 , длинный протокон и кабаллоидная двойная петля, в то время, как у *Pliohippus* — *Plesippus* — *E. stenorius* — *Hippotigris* имеется гипостилид, протокон короткий и двойная петля — стенонового типа.

Однако длинный протокон развивается параллельно в разных линиях Equidae — мы находим его у американских гиппарионов, у некоторых видов *Plesippus* (см., например, Schultz 1936) и у некоторых зебр. Повидимому, и двойная петля, приближающаяся по типу к кабаллоидной, появляется не только у *Equus s. str.*, мы встречаемся с ней, например, у *Proboscideipparion sinense* из верхнего плиоцена Китая. Что касается гипостилида dp_3 , то он и у зебр — далеко не постоянное явление, да и у *Pliohippus* выражен не всегда. А главное: если три признака, указываемые Мэк Гру, считать за показатели принадлежности к линии *Pliohippus* — *Hippotigris*, а их отсутствие — за показатель принадлежности к *Astrohippus* — *Equus*, то как быть с такими формами, как настоящие ослы, сочетающие отсутствие гипостилида с двойной петлей стенонового типа, или полуослы — со стеноновой петлей промежуточного типа, или *E. sivalensis* — со стеноновой двойной петлей и с длинным протоконом. Эволюционная линия *Pliohippus* — *Plesippus* (*E. stenorius*) — *Equus s. str.* кажется гораздо более обоснованной, исходя из нашего второго принципа (непрерывности развития), чем две линии Мэк Гру. Хотя, надо сознаться, и на этом пути есть еще темные и неясные места, к числу которых относятся: крайняя примитивность нижних резцов зебр, неизвестная у их предполагаемых близких предков, отсутствие известных переходных этапов от двойной петли *E. stenorius* к двойной петле *E. caballus* и причина исчезновения на этом пути гипостилида молочных коренных (см. Громова 1949).

В направлении выяснения ближайшей родословной рода *Equus* интересны последние работы Стёртона (1940, 1942). *Plesippus* (верхний плиоцен) он включает, в качестве подрода, в род *Equus*, и ближайшего предка его предполагает в числе более прогрессивных среднеплиоценовых видов *Pliohippus*, приближающихся к *Equus* более, чем у других видов, выпрямленной коронкой верхних коренных, более удлиненным протоконом, не соединяющимся, даже на поздних стадиях стирания, с металофом (что свойственно более примитивным *Pliohippus*), и метаконидом и метастилидом, разделенными глубокой бороздой до самого основания коронки. Эти прогрессивные виды *Pliohippus* (из них наиболее прогрессивен *P. ansae* Mat. et Stirt.) Стёртон выделяет в подрод *Astrohippus*.

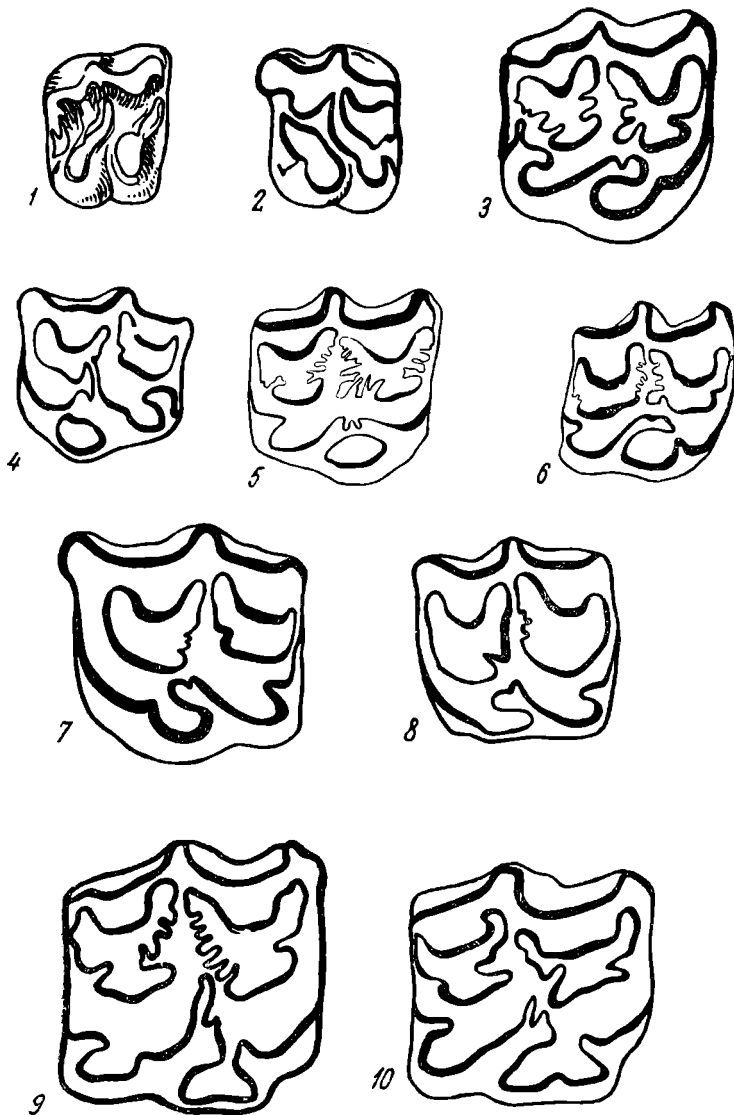
Насколько много еще неясного в филогении Equidae, показывает признание Стёртона (1940), что за 10 лет, в течение которых он занимается историей этого семейства, он уже несколько раз менял свои взгляды.

Во всяком случае, мы считаем необходимым исключить *Hipparion* из предков *Equus*.

ЛИТЕРАТУРА

- Громова В. 1949. История лошадей (рода *Equus*) в Старом Свете. Тр. Палеонт. инст. 17.
- Abel, O. 1923. Neues über *Hipparion* und die Phylogenie der Equiden. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 73.
- 1926. Die Geschichte der Pferde auf dem Boden Nordamerikas. Amerikafahrt.
- 1928a. Ein Beitrag zur Stammesgeschichte der Pferde. Akad. Anz. Wien, No 5.
- 1928b. Das biologische Trägheitsgesetz. Biol. gener., 4, Lief. 1/2.
- Antonius, O. 1919. Untersuchungen über den genetischen Zusammenhang zwischen *Hipparion* und *Equus*. Ztschr. induct. Abstamm. u. Vererbungslehre, 20, No 4.
- 1929. Streiffragen zur Phylogenie der Equiden. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 78, 1918.
- Bode, F. D. 1934. Tooth characters of protohippine Horses with special reference to species from the *Merychippus* zone, California. Carn. Inst. Publ. No 453.
- Déperet, Ch. 1891. Animaux pliocènes de Roussillon. Mem. Soc. géol. France, Paléont., 1, fasc. 4, Mem. 3.
- Dollo, L. 1893. Les lois de l'évolution. Bull. Soc. Belge géol. et paléont., 7.
- 1910. La paléontologie éthologique. Bruxelles.
- Gazin, Lewis. 1936. A study of the fossil horse remains from the Upper Pliocene of Idaho. Proc. Unit. Stat. Nation. Mus., 83, No 2985.
- Joleaud, L. 1933. Un nouveau genre d'Equide quaternaire de l'Omo. Bull. Soc. géol. France, fasc. 1—2.
- Kovalevsky, W. 1873. Sur l'*Anchitherium aurelianense* Cuv. Mem. Acad. Imp. Sc. St.-Pet., ser. VII, 20.
- Küpper, M. 1937. Backzahnstruktur und Molarentwicklung bei Esel und Pferd.
- McGrew, P. O. 1944. An early pleistocene (Blancan) Fauna from Nebraska. Geol. Ser. Field Mus. Nat. Hist., 9, No 2.
- Matthew, W. and Chubb, S. 1927. Evolution of the Horse. Amer. Mus. Nat. Hist. No 36 of the Guide leaflet series, VI.
- Matthew, W. 1926. The evolution of the Horse. A record and its interpretation. Quart. Rev. Biol., 1, No 2.
- 1928. Outline and general principles of the history of life. California.
- Mottl, Maria. 1939. Die mittelpliozäne Säugetierfauna von Gödöllő bei Budapest. Jahrb. Königl. Ungar. Geol. Anst., 32, H. 3.
- Nehring, A. 1884. Fossile Pferde aus deutschen Diluvialablagerungen. Ztschr. deutsch. Geol. Ges.
- Osborn, H. F. 1918. Equidae of the oligocene, miocene and pliocene of North America. Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., N. ser., 2, pt. 1.
- Pavlov, Marie. 1889. Le développement des Equidae. Études sur l'histoire paléontologique des ongulés, II. Bull. Soc. Natur. Moscou, 1888.
- 1890. *Hipparion* de la Russie. Études sur l'histoire paléontologique des ongulés. IV. Ibid. 1889, No 4.
- 1923—1925. Nouvelles données scientifiques sur la position de l'*Hipparion*. Ibid., n. ser., 32 et 33, sect. géol., 2, No 4, 1923—24, et 3, No 1—2, 1925.
- Pomel, A. 1897. Les equidés. Carte géol. de l'Algérie; Paléontologie, Monographies. Alger.
- Schlösser, M. 1903. Die fossilen Säugetiere Chinas. Abh. Akad. Wiss. München, 17, Abt. I.
- 1907. Über Säugetiere und Süßwassergastropoden aus Pliozänablagerungen Spaniens u. s. w. N. Jahrb. Miner. Geol. Pal., 100, 2.
- Schultz, J. R. 1936. *Plesippus francescana* (Frick) from the late Pliocene, Coso Mountains, California. Carn. Inst. Publ. No 473.
- 1938. A late quaternary Fauna from the tar seeps of Makittrik, California. Carn. Inst. Publ., No 487.
- Sefve, I. 1927. Die Hipparionen Nordchinas. Palaeont. Sinica, Ser. C., 4.
- Stirton, R. A. 1940. Phylogeny of North American Equidae. Unif. Calif. Public. Bull. Dep. Geol. Sc., 25, No 4.
- 1941. Development of characters in horse teeth and the dental nomenclature. Journ. Mamm., 22, No 4.
- 1942. Comments on the origin and generic status of *Equus*. Journ. Paleont., 16, No 5.
- Stehlin, H. 1929. Bemerkungen zu der Frage der unmittelbaren Aszendenz des Genus *Equus*. Mitt. Schweiz. paläont. Ges. 22.
- 1904. Une Faune à *Hipparion* à Perrier. Bull. Soc. Geol. France.
- Teilhard de Chardin P. et Piveteau, J. 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). Ann. Paléont. 19, Fasc. 1—4.

- T o b i e n, H. 1928. Über das Gebiss des *Hipparion matthewi*, Abel. N. Jahrb. Min., Geol. u. Pal., Abt. B. Beil. Bd. 80, H. 2.
- V a n H o e p e n, E. C. N. 1932. Die Stamlyn van die Sebras. Paleont. Navorsing Nasion. Mus. Bloemfontein, 2.
- 1940. Oor die Tande von die Equidae I. Die Snytande van die Onderkaak. Tydskrif vir Wetenskap en Kuns, 1, No 1.
- W e h r l i H. 1941. Beitrag zur Kenntnis der «Hipparionen» von Samos Pal. Ztschr., 22, No 3/4.
- W e i t h o f e r, A. 1888. Beiträge zur Kenntniss der Fauna von Pikermi bei Athen. Beitr. Paläont. Ost.-Ung. u. d. Orients. 6.
- W e i d e n r e i c h, F. 1931. Über die Umkehrbarkeit der Entwicklung. Paläont. Ztschr., 13, No 3.



Верхние коренные зубы

Фиг. 1. *Miohippus gemmarosae* Osb.

Фиг. 2. *Parahippus pawniensis* Gid.

Фиг. 3. *Merychippus brevidontus* Bode.

Фиг. 4. *Merychippus californicus* Merr.

Фиг. 5. *Hipparion* sp.?, среднестертый М. Павлодар, мелкая форма (Палеонт. инст. АН № 2346/2734).

Фиг. 6. То же, очень сильно стертый М. Павлодар, мелкая форма (Палеонт. инст. АН № 2346/2713).

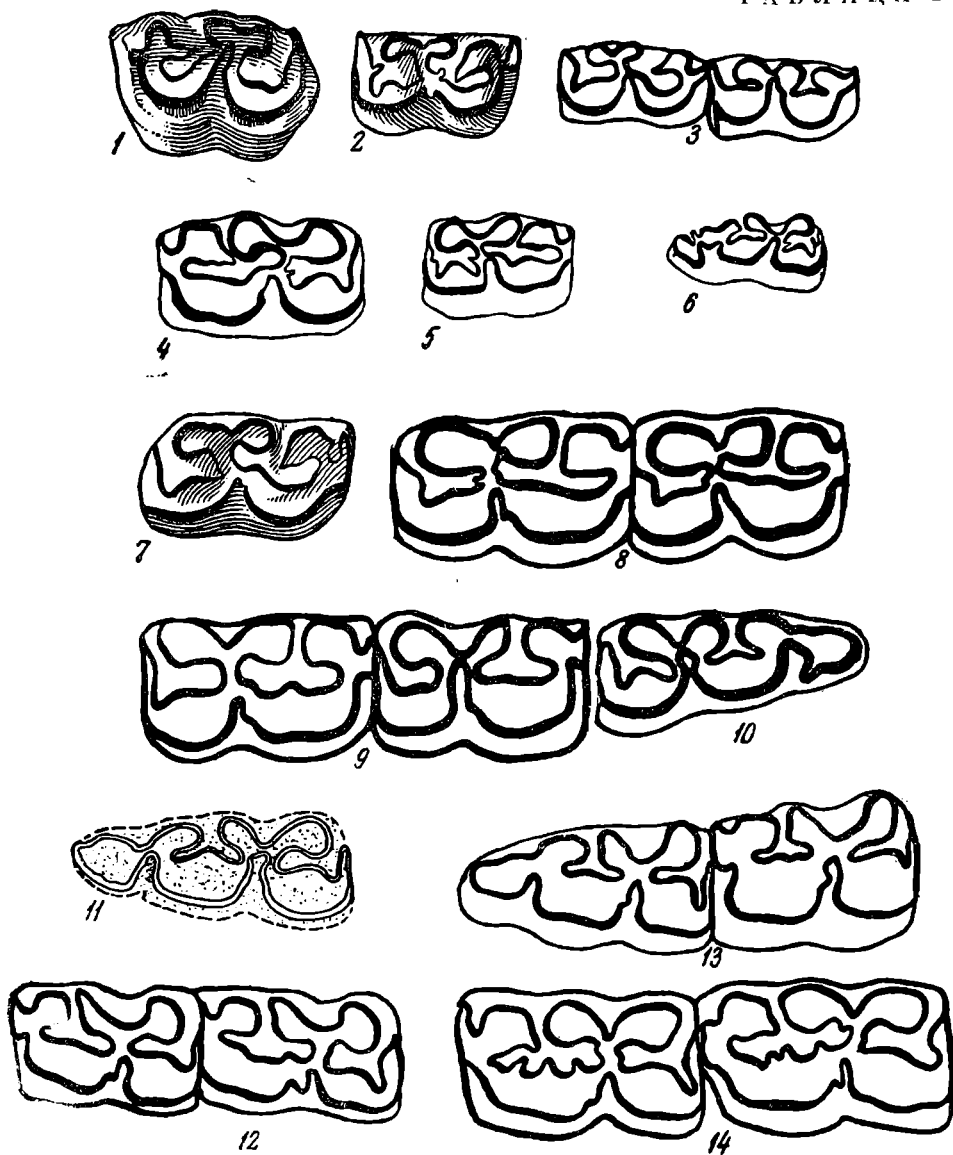
Фиг. 7. *Plihippus nobilis* Osb.

Фиг. 8. *Plihippus spectans* (Cope).

Фиг. 9. *Equus stenonis* cf. *major* В о u l e, среднестертый М. Азовское побережье. Хопры (Геол. инст. АН).

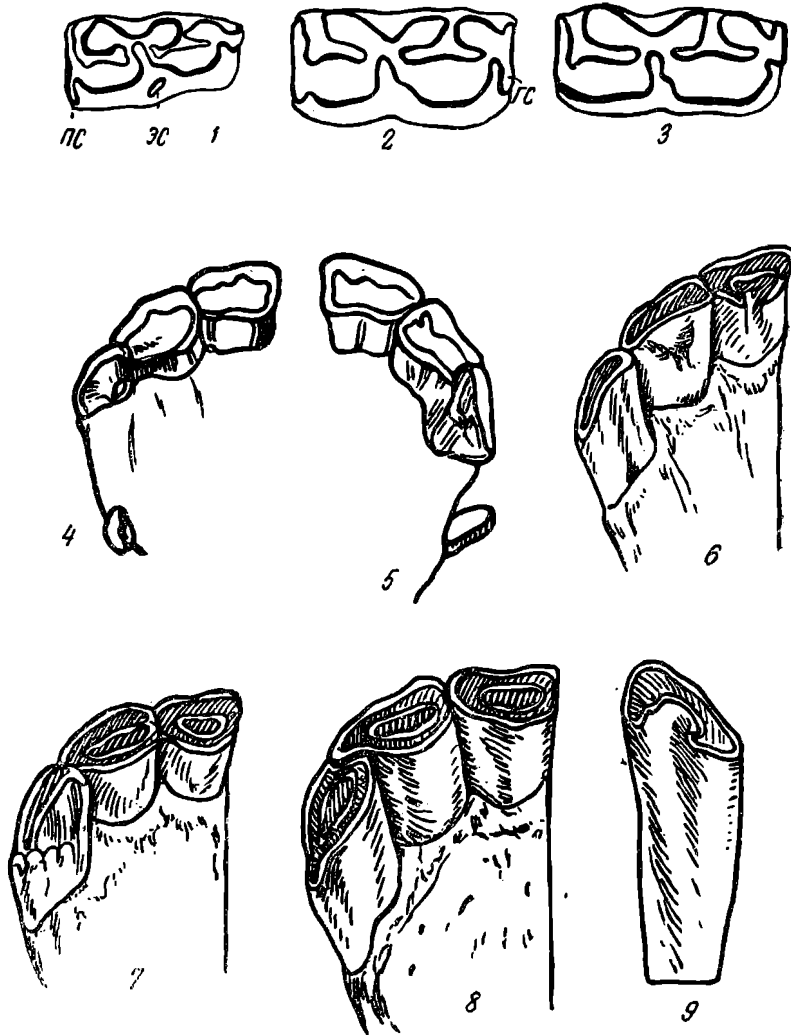
Фиг. 10. *Equus caballus* L. s. 1., среднестертый М. Пещера Тешик-Таш, Бухарск. обл. (Зоол. инст. АН № 20764, 1).

5, 6, 9, 10 — рисунки автора, остальные — по Осборну (1918). Все рисунки, кроме 3, приближ. в ест. вел., рис. 3. ×1.5.



Нижние коренные зубы

- Фиг. 1. *Merychippus intermontanus* Meeg., P. (по Стёртону 1940).
 Фиг. 2. *Merychippus republicanus* Osb., P. (по Стёртону 1940).
 Фиг. 3. *Merychippus californicus* Merr., P₄ и M₁ (по Боду 1934).
 Фиг. 4. *Hipparion* sp.?, P. Павлодар, крупная форма (Пал. инст. АН, № 2413/3130).
 Фиг. 5. *Hipparion* sp.?, P. Павлодар, мелкая форма (Пал. инст. АН № 2413/3354).
 Фиг. 6. Т о ж е. M₃. Павлодар, мелкая форма (Пал. инст. АН, № 2346/2713).
 Фиг. 7. *Pliochippus interpolatus* (Cope), P. (по Стёртону 1940).
 Фиг. 8. *Plesihippus shoshonensis* (Gid.), P₃ и P₄. (по Шульцу 1936).
 Фиг. 9. *Equus stenonis* cf. *major* Boule, P₄ и M₁. Азовское побережье, стан. Морская (Геол. инст. АН).
 Фиг. 10. *Plesihippus shoshonensis* (Gid.), M₃. (по Шульцу 1936).
 Фиг. 11. *Plesihippus procerus* (Merr.), M₃. (по Мерриаму 1916).
 Фиг. 12. *Equus caballus* L. s. 1., P₄ и M₁. Пол-в Тунгуз на Волге.
 Фиг. 13. *Equus przewalskii* Pol., M₂ и M₃ (Зоол. инст. АН).
 Фиг. 14. *Equus stenonis* cf. *major* Boule, P₄ и M₁. Азовское побережье, стан. Морская (Геол. инст. АН). Все рисунки приближ. в ест. вел.



Фиг. 1—3. Молочные нижние коренные зубы, фиг. 4—9 — нижние резцы (постоянные).

Фиг. 1. *Hipparion* sp.? Павлодар, мелкая форма (Палеонт. инст. АН, № 2413/3201).

Фиг. 2. *Equus quagga boehmi* Mat. (Зоол. инст. АН).

Фиг. 3. *Equus przewalskii* Pol. (Также).

Фиг. 4, 5. *Hipparion* sp.? Тараклия, мелкая форма (Палеонт. инст. АН, № 1256/3638 и без №).

Фиг. 6. *Equus quagga charmanni* Lay. (Зоол. инст. АН).

Фиг. 7. *Equus grevyi* Miln-Edw. (Также).

Фиг. 8. *Equus caballus (domesticus)*, якутская порода (Также).

Фиг. 9. То же, I₃. Раннеславянская культура. Борщево, Воронежск. обл. (Также).

Все рисунки автора, приближ. в ест. вел. Пояснение обозначений — в тексте, стр. 77, 78.

Е. И. БЕЛЯЕВА

О НАХОДКЕ *STEPHANOCEMAS* В ЗАЙСАНСКОЙ КОТЛОВИНЕ

Третичные млекопитающие Восточного Казахстана еще мало изучены. Отсюда известны, за исключением крупного Павлодарского местонахождения гиппарионовой фауны, фрагментарные остатки некоторых ископаемых животных (хищники, носороги, мастодонты и др.). Работами Восточно-Казахстанской Палеонтологической экспедиции Академии Наук СССР в 1946 г. были получены новые палеонтологические материалы, которые, как нам кажется, представляют, несмотря на их фрагментарность, значительный интерес, так как позволяют несколько осветить характер третичной фауны позвоночных Зайсанской котловины. Этим материалам мы предполагаем посвятить ряд статей. Настоящая заметка касается остатков своеобразного оленя из третичных отложений р. Сары-Булак.

СЕМЕЙСТВО *CERVIDAE*

Подсемейство *Cervulinae*

Stephanocemas sp.

(Рис. 1—3)

М а т е р и а л: обломок основания рога. Коллекция Палеонтологического института Академии Наук СССР, № 429—1. Сборы Восточно-Казахстанской Палеонтологической экспедиции Академии Наук СССР 1946 г.

М е с т о н а х о ж д е н и е: Восточно-Казахстанская область, Зайсанский район. Около 80 км на восток от г. Зайсана. Первое обнажение по правому берегу реки Сары-Булак южнее зайсанского тракта. Обломок рога был найден на поверхности склона левого борта обнажения.

В о з р а с т: миоцен.

Найденный остаток представляет обломок пластинчатой центральной части рога с четырьмя (пятью?) отходящими в стороны и слабо приподнимающимися кверху отростками (рис. 1). Дорзальная сторона фрагмента, имеющего чашеобразную форму, слабо вогнутая, вентральная — выпуклая. Наблюдаемая на нижней стороне обломка шероховатая площадка диаметром около 2 см, вероятно, являлась местом прикрепления пластинчатой части рога к пеньку (рис. 2). Последняя была развита в г о р и з о н т а л ь н о м, а не в вертикальном, как обычно у оленей, направлении и сидела п е р п е н д и к у л я р н о на пеньке (рис. 1). Три небольших отверстия на верхней и несколько отверстий более мелкого диаметра на нижней стороне обломка указывают на довольно сильно развитую кровеносную систему рога (рис. 2, 3).

Из отростков, расположенных по краю пластинчатой части рога, лучше сохранился наружный боковой, и то с обломанной вершиной. Его верхняя сторона почти плоская, нижняя и боковые — округлые с продоль-

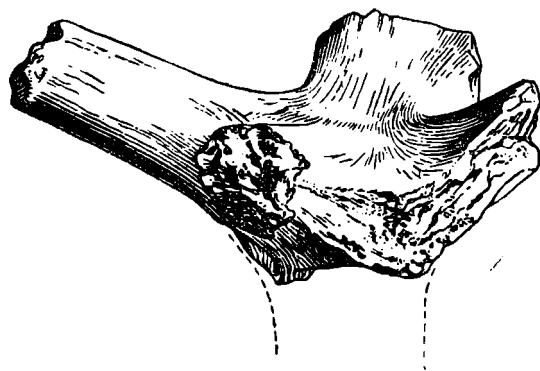


Рис. 1. *Stephanocemas* sp., обломок рога, вид сбоку. $\times 0.9$.

ными неглубокими бороздками. Основание отростка в сечении округло-удлиненной формы, с более сплюсненной верхней и выпуклой нижней сторонами; к вершине отросток становится округлым.

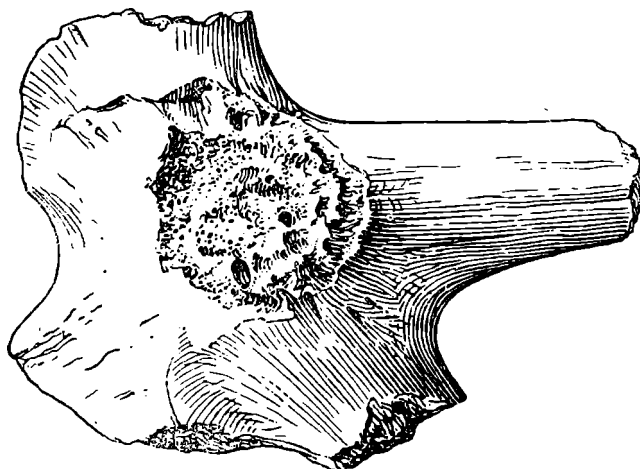


Рис. 2. *Stephanocemas* sp., обломок рога, вид сверху. $\times 1.1$.

От остальных отростков сохранились только основания. Наиболее крупное из них принадлежит заднему отростку, повидимому, двойному, судя по характеру структуры двух взаимно перпендикулярных обломов основания отростка и углубленной верхней поверхности между ними. Поперечный диаметр всего основания заднего отростка — 3.1 см, наибольшая его толщина у наружного и внутреннего облома — по 1.8 см и между ними (на месте углубленной поверхности) — 1.6 см.

Основание переднего отростка расположено на передней стороне обломка, против заднего отростка; основание, лежащее на медиальной стороне между передним и задним отростками, принадлежит боковому внутреннему отростку.

Судя по направлению контурных боковых линий оснований отростков, боковые отростки были приближены к главным — наружный к переднему, внутренний к заднему. К сожалению, мы не располагаем данными для суждения о форме и размерах всех отростков.

Размеры обломка: толщина пластинчатой части рога (в центре) — 2.6 см; то же по краям: между наружным и задним отростками — 1.6 см, между задним и внутренним боковым — 1.5 см, между передним и наружным — 1.2 см, между передним и внутренним — 1.3 (?) см.

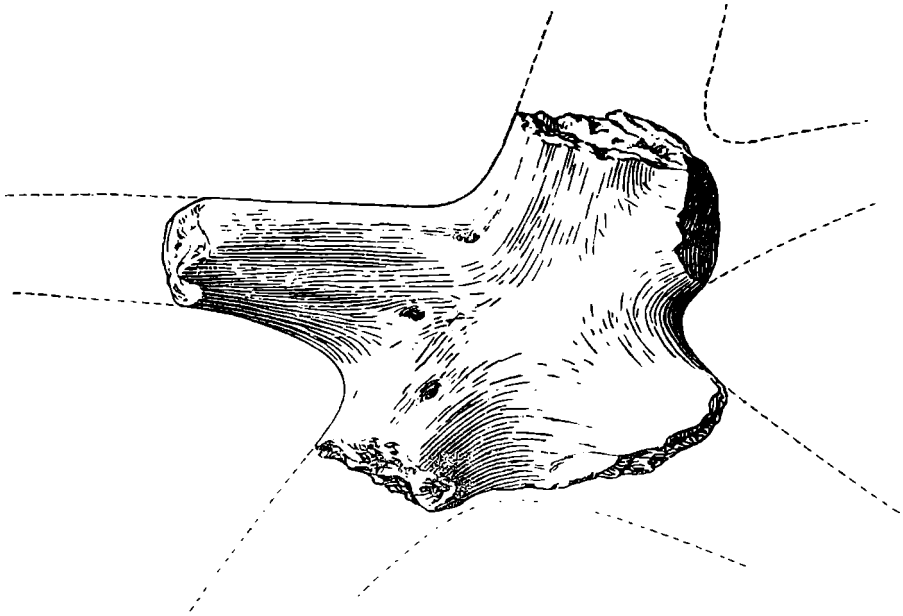


Рис. 3. *Stephanocemas* sp., обломок рога, вид сверху. $\times 1.1$.

Своеобразный тип строения зайсанского обломка свойствен рогам примитивных оленей рода *Stephanocemas*, установленного Колбертом в 1936 г. по материалам тунг-гурской фауны из Внутренней Монголии. Сравнение фрагмента с р. Сары-Булак с известными остатками этого оленя, найденными в Китае, — со *Stephanocemas thomsoni* Colbert и *St. colberti* Young — приводит к заключению о большом сходстве сарыбулакского и китайских *Stephanocemas*. У всех них наблюдается одно и то же своеобразное, но характерное строение рога — чашеобразная, с краевыми отростками, развитая в горизонтальном направлении пластинчатая часть рога, перпендикулярно сидящая на пеньке.¹

Сарыбулакский обломок очень похож на рога *St. thomsoni* Colb. из тунг-гурской фауны (Colbert 1936, фиг. 2, рис. а, б; фиг. 5—VII), которые, повидимому, были несколько меньше зайсанской формы. Также наблюдается большое сходство и с остатками *Stephanocemas* sp. из Восточного Китая. Фрагменты рогов из Цайдама и Ганьсу, описанные Болином (1937, табл. 2, фиг. 3 и 9; рис. 39—44) сперва как *Cervidae* sp., также характеризуются расширенной пластинчатой, «звездчатой» формой с четырьмя-пятью отростками.

¹ Одним из отличий между *St. thomsoni* и *St. colberti* является строение пенька. Последний не сохранился у сарыбулакского фрагмента.

Что касается *St. colberti* Young из шаньтуньской фауны Восточного Китая, то рога последнего отличаются более сжатым, нешироким, с тремя отростками основанием рога, сидящим на удлинненном пеньке.

Сравнение с остатками *St. triacuminatus* Colbert из тунг-гурской фауны исключается, так как последние исследования Штелина (1937) и Колберта (1940) показали, что они принадлежат парнокопытному, относящемуся к роду *Lagomeryx*.

Отношение сарыбулакского обломка к европейским остаткам *St. elegantulus* (Rog.) — форме, возможно, переходной от *Stephanocemas* к *Dicrocerus*, — осталось невыясненным, так как основной работы Штелина (1937) мы не имели возможности использовать.

В настоящее время находки остатков *Stephanocemas* известны из многих местонахождений третичных фаун млекопитающих на территории евразийского материка. Первые находки были обнаружены Центрально-Азиатской экспедицией Естественноисторического американского музея в 6 милях к востоку от Ирен-Дабасу по Калганскому тракту и около 25 миль на северо-восток от Гур-Тунг-Кхара-Усу, в тунг-гурских отложениях Внутренней Монголии. Последующие находки на территории Китая относятся к местонахождению шаньтуньской фауны в Восточном Китае (Shanwahg) и фауны Цайдам из окрестностей источника Олон-булук, в 10 км от Тоссун-нор (материалы Азиатской экспедиции Свен Гедина 1932 г.) и из провинции Ганьсу (Nien-Pai-Hsien, SW 55 li, Iao-Chia-Pu-Tzu-Kou) в Западном Китае.

Из европейских находок Колберт (1940) указывает на остатки *St. elegantulus* (Rog.) из Штетцлица у Аугсбурга и Пилгрим (1941) упоминает о *St. infans* из орлеанских песков.

Эти немногочисленные находки остатков *Stephanocemas* позволяют отметить большой ареал их распространения на территории евразийского материка. Сарыбулакская находка указывает на наиболее западное местонахождение из известных в настоящее время азиатских находок. Повидимому, оно находилось на пути, по которому мигрировали Cervulinae, для большей части которых центр развития, как допускает Пилгрим (1940), лежал в Центральной Азии.

Стратиграфическое положение сарыбулакской находки определяется главным образом китайскими остатками *Stephanocemas*. Возраст тунг-гурской фауны, состав которой выяснен работами многих авторов (Colbert 1934, 1934a, 1936, 1936a, 1939, 1939a, 1940; Pilgrim 1934; Stirton 1934; Wood 1936; Norwood 1935), сперва принимался за плиоценовый (Spöck 1929, 1930; Osborn 1932; Osborn a. Granger 1931), но затем на основании палеофаунистических данных был понижен до миоцена. Большинство палеонтологов датируют тунг-гурскую фауну верхним миоценом.

Шаньтуньская фауна на основании изучения остатков млекопитающих (Young 1936, 1937; Teilhard de Chardin 1939) датировалась, как более молодая, чем верхнеолигоценовая фауна с *Baluchitherium* из Монголии и Ордоса, но более древняя, чем китайская понтическая фауна гиппариона. Остатки *Stephanocemas* в шаньтуньской фауне позволили Young'у отметить общий элемент для шаньтуньской и тунг-гурской фаун и считать первую также верхнемиоценовой. К тому же выводу о возрасте шаньтуньского местонахождения приходит и Chaney (1940) на основании изучения ископаемой флоры из того же местонахождения.

Цайдамская фауна, по данным Болина (1937), несколько древнее китайской гиппарионовой фауны, датируемой обычно понтом.

Европейские находки *Stephanocemas* тоже относятся к миоцену — остатки *St. infans* происходят из орлеанских песков и *St. elegantulus* из ди-

нотериевых песков среднемиоценового возраста. Таким образом, остатки *Stephanoceras* известны только из миоцена.

В настоящее время мы еще не располагаем данными для общей характеристики зайсанской фауны и для сопоставления ее с другими третичными фаунами. Однако найденный на р. Сары-Булак обломок рога *Stephanoceras* sp. позволяет предполагать, что в зайсанской фауне могут быть еще и другие элементы, общие с китайскими фаунами, и, кроме того, допустить миоценовый возраст для некоторых горизонтов континентальных отложений р. Сары-Булак в Зайсанской котловине.

ЛИТЕРАТУРА

- Bohlin B. 1937. Eine tertiäre Säugetier-Fauna aus Tsaidam. Pal. Sinica. Ser. C, 14, fasc. I.
- Chaney R. W. a. Hsen Hsu Hu. 1940. A miocene Flora from Shantung Province, China. Carnegie Inst. of Washington. Publ. No. 507.
- Golbert E. H. 1934. An Upper Miocene Suid from the Gobi Desert. Amer. Mus. Novit. No. 690.
- 1934a. Chalicotheres from Mongolia and China in the American Museum. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 67, art. VIII.
- 1936. *Palaeotragus* in the Tung Gur Formation of Mongolia. Amer. Mus. Novit. No. 874.
- 1936a. Tertiary Deer discovered by the American Museum Asiatic Expedition. Amer. Mus. Novit. No. 854.
- 1939. Carnivores of the Tung Gur Formation of Mongolia. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 76, art. II.
- 1939a. A new Anchitherine Horse from the Tung Gur Formation of Mongolia. Amer. Mus. Novit. No. 1019.
- 1940. Some Cervid teeth from the Tung Gur formation of Mongolia and additional Notes on the Genera *Stephanoceras* and *Lagomeryx*. Amer. Mus. Novit. No. 1062.
- Hopwood T. 1935. Proboscidea from China. Pal. Sinica, C., 9, fasc. 3.
- Osborn H. F. 1932. *Platybelodon grangeri*, three growth stages and a new *Serridentinus* from Mongolia. Amer. Mus. Novit. No. 537.
- Osborn H. F. a. Granger W. 1931. The shovel-tuskers *Amebelodontinae* of Central Asia. Amer. Mus. Novit. No. 470.
- Pilgrim G. E. 1934. Two new species of Sheep-like Antelope from Miocene of Mongolia. Amer. Mus. Novit. No. 716.
- 1940. The dispersal of the *Artiodactyla*. Biol. Reviews, 16, No 2.
- Roger O. 1898. Wirbelthierreste aus dem Dinotheriensande der bayrisch-schwäbischen Hochebene. I. Teil. Ber. Naturwiss. Ver. für Schwaben u. Neuburg in Augsburg, 33.
- 1900. Wirbelthierreste aus dem Dinotheriensande III. T. I b i d e m, 34.
- 1904. Wirbelthierreste aus dem Obermiocän der bayerisch-schwäbischen Hochebene. V Teil. I b i d e m, 36.
- Simpson G. G. 1945. The principles of classification and a classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. No. 85.
- Spock L. E. 1929. Pliocene beds of the Iren Gobi. Amer. Mus. Novit. No. 394.
- 1930. New Mesozoic and Cenozoic Formations encountered by the Central Asiatic Expedition in 1928. Amer. Mus. Novit. No. 407.
- Stehlin H. G. 1939. *Dicrocerus elegans* und sein Geweihwechsel. Verh. Schw. Nat. Gesel., p. 54—55.
- Stirton R. A. 1934. A new species of *Amblycastor* from the *Platybelodon* beds, Tung Gur Formation, of Mongolia. Amer. Mus. Novit. No. 694.
- Teilhard de Chardin P. 1939. The Miocene Cervids from Shantung. Bull. Geol. Soc. China, 19, No. 3.
- Teilhard de Chardin P. et P. Leroy. 1942. Chinese Fossil Mammals. Institut de Géo-Biologie, No. 8, Pékin.
- Wood A. E. 1936. Two new Rodents from the Miocene of Mongolia. Amer. Mus. Novit. No. 865.
- Young C. C. 1936. On the Cenozoic Geology of Itu, Changlo and Linchu Districts (Shantung). Bull. Geol. Soc. China, 15, No. 2.
- 1937. On a Miocene Mammalian Fauna from Shantung. Bull. Geol. Soc. China, 17, No. 2.

Е. Д. КОНЖУКОВА

К МОРФОЛОГИИ PERMOCYNODON И ЭВОЛЮЦИИ ЗУБНОГО АППАРАТА $\frac{1}{2}$ CYNODONTIA

Permocynodon — единственный цинодонт, до сих пор известный в СССР (не считая *Dwinia*), описан П. П. Сушкиным (1929) в стенограмме доклада на X Международном Зоологическом конгрессе в Будапеште в 1927 г. Видовое название придано Вудвардом (1932). Пермоцинодон считался самым древним родом цинодонтов, его значение было отмечено Сушкиным: «*Permocynodon* ранняя и по многим признакам примитивная форма, притом во многих отношениях более примитивная, чем верхнепермские *Ictidopsis* и *Nyctosaurus*, не говоря уже о *Diademodon*» (Сушкин 1935). Указывая, что *Permocynodon* не обнаруживает признаков специализации и в то же время обладает большей, чем у других, мозговой коробкой и длиной лобных костей, Сушкин приходит к заключению: «Вполне вероятно, что *Permocynodon* из всех описанных цинодонтов обнаруживает наименьшее расхождение с линией развития пресмыкающихся в направлении млекопитающих». Указание на отсутствие специализации, комбинация примитивных черт и прогрессивных, тяготеющих к млекопитающим, возбудили живейший интерес к пермоцинодону и позже позволили рассматривать его в качестве формы, весьма близкой к «переходной» между рептилиями и млекопитающими.

Накопившиеся за последнее десятилетие новые материалы по древним цинодонтам из Ю. Африки, переоценка древнейших «млекопитающих», установление нового подотряда *Ictidosauria* — поставили под новым углом зрения вопрос о формах переходных к млекопитающим и показали необходимость детальной переобработки и изучения как черепа *Permocynodon*, так и относящихся к нему материалов, не затронутых Сушкиным.

Таким образом, настоящая работа представляет собою:

- 1) переобработку и переписание черепа *Permocynodon sushkini* на основе дополнительной препаровки, позволившей после протравливания установить швы для большинства отделов черепа;
- 2) изучение и описание старых и новых фрагментов верхней челюсти и посткраниального скелета;
- 3) переписание неполного черепа цинодонта *Dwinia*, описанного В. П. Амалицким (1922).

Все эти материалы происходят из местонахождения Соколки, открытого Амалицким на р. Северной Двине близ д. Ефимовской, которое, по схеме И. А. Ефремова (1931), относится к IV зоне верхнепермских континентальных отложений и может быть параллелизовано с верхней частью зоны *Cistecephalus* нижнего Бофорта формации Кароо Южной Африки.

1. Череп *Permocynodon* № 2469/AM был найден в небольшой конкреции желтовато-серого песчаника (Сушкин 1935). 2. Фрагменты позвоночного

столба с тазовым поясом и двумя femur, № 2476/AM, также из отдельной маленькой конкреции. 3. Фрагмент верхней челюсти, № 2245/237, из рыхлых песков, окружавших прослой конкреции. 4. Череп *Dwinia* (неполный), № 2465/AM. Хранятся в Музее Палеонтологического института АН СССР.

ЧЕРЕП

(Рис. 1—5)

Череп *Permocynodon sushkini* Woodward при взгляде сверху — округленно-треугольной формы, напоминающей *Platycraniellus* и *Glochinodontoides*, что зависит от сильного развития скуловых дуг. В профиль череп

похож на череп собаки. В передней части характерен глубокий пережим, на уровне границы между носовыми и лобными костями, зависящий от сильного развития альвеол клыков. Передний край морды обломан; ноздри, судя по очертаниям на изломе их задних частей, были довольно большие, вероятно овальные, и помещались близко к переднему краю морды. Небольшие овальные орбиты расположены посередине черепа и направлены вперед. Большие и глубокие височные впадины занимают почти половину длины черепа. Сагиттальный гребень узкий и высокий, в переднем отделе его помещается маленькое теменное отверстие. Затылочная поверхность вогнута, с мощными гребнями на границе межтеменной, височной и табулярной костей. Большинство швов хорошо различимы. Длина черепа 100.5 мм; ширина 73 мм. Эти измерения непонятным образом отличаются от упомянутых Сушкиным (1935): длина 91 мм и ширина — 66 мм.

Дорзальная поверхность (рис. 1). Дорзальная поверхность (рис. 1). Праемахиллария (*Pm*) обломаны, за исключением небольших медиальных отростков, соединяю-

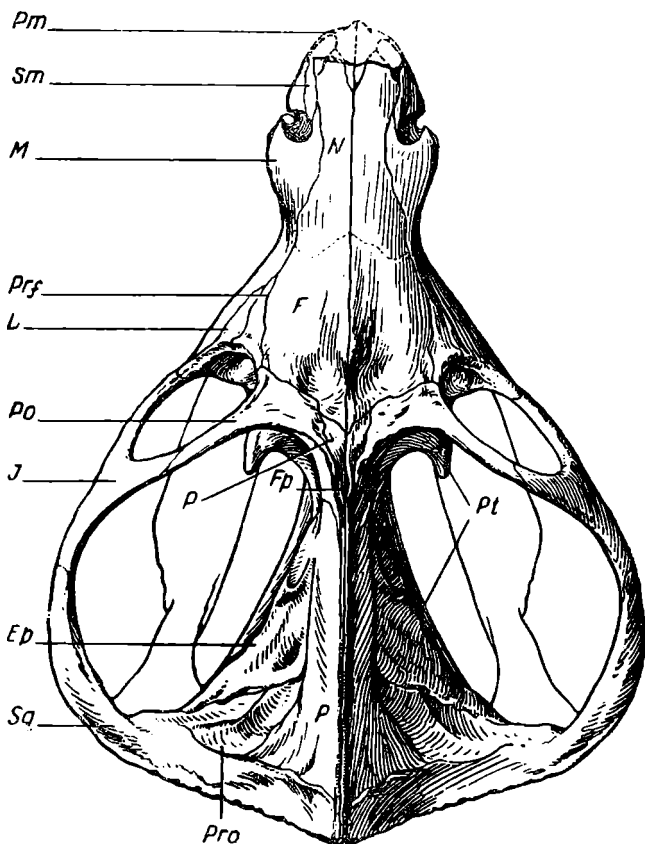


Рис. 1. *Permocynodon sushkini*. Дорзальная поверхность черепа № 2469. $\times 1$. *Ep* — epipterygoideum, *F* — frontale, *Fp* — foramen parietale, *J* — jugale, *L* — lacrymale, *M* — maxillare, *N* — nasale, *P* — parietale, *Pm* — pramaxillare, *Po* — postorbitale, *Prf* — praefrontale, *Pro* — prooticum, *Pt* — pterygoideum, *Sm* — septomaxillare, *Sq* — squamosum.

щихся по средней линии и вклинивающихся между nasalia. С лицевой стороны праемахиллария сохранились альвеолы передних резцов.

Nasalia (*N*) — длинные, сужены посредине своей длины и расширяются назад. Передние концы, окаймлявшие внутренние стороны ноздрей, обломаны. Латерально nasalia граничат с septomaxillaria, maxillaria и praefrontalia. Граница с frontalia не вполне ясная.

Septomaxillaria (*Sm*) располагаются между nasalia и maxillaria в виде узких полосок. Передние концы образуют части задних стенок ноздрей. Задние концы вклиниваются в maxillaria, образуя верхнюю переднебоковую часть свода, окаймляющего круглые отверстия для нижних клыков.

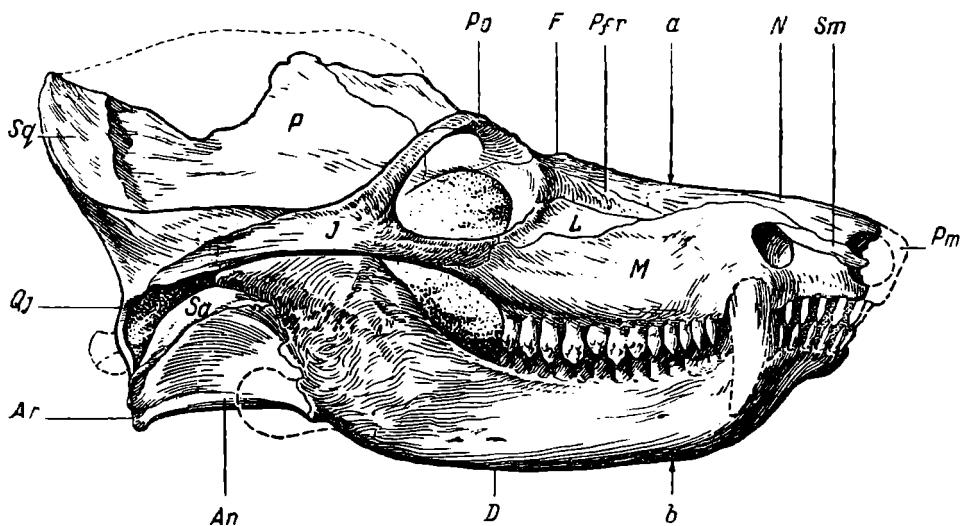


Рис. 2. *Permacynodon sushkini*. Боковая поверхность черепа № 2469. $\times 1$. An — angulare, Ar — articulare, D — dentale, Qj — quadrato-jugale, Sa — supraangulare. Остальные обозначения — как на рис. 1.

Maxillaria (рис. 1 и 2, *M*) — большие, занимают большую часть боковой поверхности преорбитальной части черепа. Швы между maxillaria и праемахиллария не установлены из-за разрушения передней части морды. Спереди maxillaria, вместе с septomaxillaria участвуют в образовании задней стенки ноздрей. Вверху maxillare углубляется в nasale, заходя на крышу черепа, и окаймляет круглое отверстие для клыка нижней челюсти, достигая здесь наибольшей ширины. Далее maxillaria граничат с praefrontalia и lacrymalia. На уровне переднего края орбиты maxillare граничит с jugale, заходя под нее вдоль нижнего края орбиты. Швы со всеми пограничными костями отчетливы (рис. 2, *M*).

Lacrymalia (рис. 1 и 2, *L*) небольшие, вытянутые, неправильно треугольной формы с вершиной, обращенной вперед, основанием опирающиеся на орбиту. Впереди они вклиниваются между maxillaria и praefrontalia, латерально — граничат с maxillaria, медиально — с praefrontalia. Задние края, образующие части передних краев орбит, слегка утолщены и закруглены, каждое имеет в этом месте довольно большое овальное отверстие слезноносового канала. Сзади слезная и скуловая кости соединяются коротким вертикальным швом.

Jugalia (рис. 2, *J*) — узкие, состоящие из трех ветвей. Верхний отросток в виде узкой, слегка выпуклой полоски образует задний край ор-

биты и граничит с *postorbitale*. Передний отросток также слегка выпуклый, образует нижнюю часть орбиты в ее задней половине, соединяется извилистым швом с *maxillare* и коротким вертикальным — с *lacrurale*. Задний отросток, постепенно выклиниваясь, соединяется длинным, косым, слабо извилистым швом со скуловым отростком *squamosum*, заходя под него.

Praefrontalia (рис. 1 и 2, *Ppf*) — небольшие, продолговатые, треугольной формы, впереди вклиниваются между *frontalia* и *maxillaria*, медиально граничат с лобными, латерально — со слезными. Задние края слегка закруглены и образуют передние края орбиты.

Frontalia (рис. 1 и 2, *F*) длинные, широкие, с почти прямыми латеральными краями; занимают половину длины дорзальной поверхности преорбитального отдела черепа. Из-за деформации шов между *frontalia* и *nasalia* не мог быть точно установлен (проведен на рисунках пунктиром). Латерально лобные кости граничат хорошо выраженными швами с *praefrontalia*. Сзади, на половине длины черепа, граничат с теменными костями, слегка вклиниваясь между ними.

Postorbitalia (рис. 1, 2, *Po*) — сложной формы с двумя отростками. Впереди *postorbitale* граничит с *frontale* и у самого края орбиты с *praefrontale*, контакт с которыми переходит внутрь черепа, в область задней части внутренней стенки орбиты. Медиально граничит с *parietale*, образуя узкий задний отросток, слагающий наружный край сагиттального гребня. Второй отросток образует заднюю стенку орбиты и соединяется различным швом с *jugale*. *Postorbitalia* участвуют в образовании передней части боковых стенок мозговой коробки, налегая на *parietalia*.

Parietalia (рис. 1 и 2, *P*) длинные и очень узкие, образуют узкий сагиттальный гребень. Впереди они граничат со вклинивающимися в них задними концами лобных костей. В затылочном направлении теменные кости, суживаясь, окружают маленькое парietальное отверстие, расположенное в их переднем отделе на расстоянии 8 мм от уровня передних краев орбит и менее чем на 1 мм от их заднего края. Сейчас же позади теменного отверстия *parietalia* сжаты с боков и образуют узкий, высокий сагиттальный гребень, передний отдел которого составлен отростками *postorbitalia*, налегающими на теменные кости. *Parietalia* не принимают здесь участия в образовании передней боковой поверхности мозговой коробки, занятой *postorbitalia*. Вниз от гребня они несколько расходятся в стороны, образуя боковые стенки мозговой коробки, сзади же граничат со *squamosa*, которые в виде узких пластинок налегают на *parietalia* вдоль затылочного края и отделяют их от *tabularia*. На заднем конце сагиттального гребня теменные кости граничат с межтеменной, которая слегка отогнута в месте контакта вперед.

Squamosa (рис. 1 и 2, *Sq*) большие, выступают своими сильно развитыми частями на дорзальную и затылочную стороны черепа. На дорзальной поверхности они видны в виде узких пластин вдоль затылочного края, участвуя в образовании задней части височной впадины и мощного затылочного гребня.

По внутренней, обращенной к орбите стороне имеют резко выраженный острый край, выступающий над боковой поверхностью *parietalia*. По наружному краю затылочной поверхности *squamosa* вместе с краевыми частями *interparietale* и *tabularia* образуют сильно развитый затылочный гребень. На уровне верхней границы эпиптеригонидов скуловые отростки *squamosa* круто загибаются вперед в виде выпуклых дуг и соединяются длинными косыми швами с *jugalia*, образуя всю заднюю половину скуловых дуг (рис. 1, 2, *Sq*).

Затылочная поверхность черепа (рис. 3) над *fo-gamen magnum* сильно вогнута. Затылочный мыщелок тройной, имеет сферическую суставную поверхность базального бугра, образованного за счет *basioccipitale*. Суставные поверхности боковых отделов на *exoccipitalia* менее развиты, насколько можно судить по сильно поврежденной поверхности правого бугра (левый разрушен). Посмертная деформация вызвала смещение влево всего затылочного мыщелка и искажение формы *f. magnum*, которое в нижней части было округлое и относительно большое.

Мыщелок *basioccipitale* (рис. 3, *Bo*) на затылочной поверхности черепа продолжается в вентральный отдел, имеющий вид глубоко вогнутой основной пластины. Латерально *basioccipitale* граничит с *exoccipitalia*, за счет

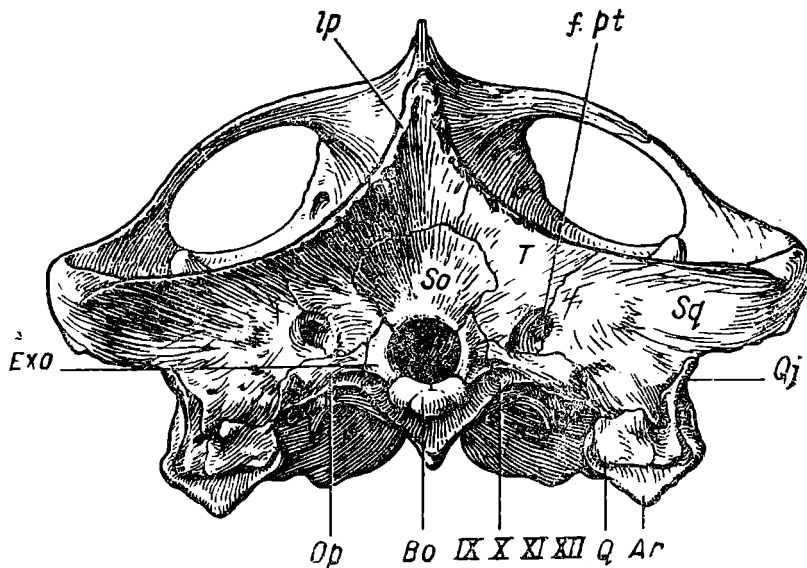


Рис. 3. *Permacynodon sushkini*. Затылочная поверхность черепа № 2469. $\times 4/3$. *Ar* — articulare, *Bo* — basioccipitale, *Exo* — exoccipitale, *Ip* — interparietale, *f. pt* — fenestra posttemporalis, *Op* — opisthoticum (paroccipitale), *Q* — quadratum, *Qj* — quadrato-jugale, *So* — supraoccipitale, *Sq* — squamosum, *T* — tabulare. IX, X, XI, XII — отверстия нервов.

которых образованы боковые отделы затылочного мыщелка, сочленовные поверхности которых не сохранились. Боковые пластинки *exoccipitalia* окаймляют с боков *f. magnum* и короткими швами соединяются с *supraoccipitale* сверху и с *tabularia* и *paroccipitalia* латерально. Нижний край латеральной части *exoccipitale* на границе с *paroccipitale* (*opisthoticum*) образует глубокую вырезку в области выхода IX, X и XI нервов. Здесь же, в углублении медиальной стороны вырезки выходил и XII нерв. Выходение упомянутых четырех нервов из общей вырезки указывается Брумом (Broom 1932) для многих цинодонтов.

Supraoccipitale (рис. 3, *So*) небольшое, расположено в центре наибольшей вогнутости затылочной поверхности черепа. Нижний край дугообразно ограничивает затылочное отверстие. По обе стороны *f. magnum* нижний край *supraoccipitale* соединяется с *exoccipitalia*. Начало шва между *supraoccipitale* и *tabulare* почти параллельно верхнему краю затылочной поверхности, затем шов идет почти под прямым углом вниз и медиально и,

выходя за пределы *tabulare*, достигает *exoccipitale*. Вверху, около сагиттальной плоскости, *supraoccipitale* почти горизонтальным швом соединяется с *interparietale*.

Interparietale (рис. 3, *Ip*) пятиугольной формы, вогнуто в своей нижней части, с длинным и острым верхним углом, где оно, слегка загибаясь вперед, налегает на задние поверхности боковых пластинок *squamosa* и *parietalia* и участвует вместе с ними в образовании верхнего угла затылочного гребня. Мощное развитие гребня, его бугристая поверхность говорят о прикреплении сильной мускулатуры (*m. m. transverso-spinalis capitis, longispinus capitis superficialis, long. cap. profundus*). Латерально *interparietale* прямыми вертикальными швами соединяется с *tabularia*, внизу граничит с *supraoccipitale*. В верхней половине *interparietale* по средней линии имеется небольшой вертикальный гребень, не доходящий до верхнего угла, служивший, вероятно, для прикрепления срединной фасции шейных мышц.

Tabularia (рис. 3, *T*) крупные; их верхний край налегает сзади на боковые пластинки *squamosa* и образует срединную часть поперечного затылочного гребня. Медиально *tabulare* граничит с *interparietale*. Латеральная граница со *squamosa* идет, слегка изгибаясь, сверху от затылочного края вниз и упирается в глубокую круглую ямку, имеющую в глубине отверстие (*fenestra subtabularis — posttemporalis*) для *vena capitis lateralis*. Над верхней частью *f. posttemporalis* заметно возвышение, которое доходит медиально до границы с *exoccipitale*. Медиально *tabulare* граничит с *supraoccipitale* углообразным швом. Нижняя граница между *tabulare* и *paroccipitale* проходит под посттемпоральным отверстием.

Opisthotica (*paroccipitalia*) (рис. 3, *Op*) имеют форму довольно толстых изогнутых пластин, верхние края которых, граничащие с *tabularia*, несут округлую вырезку для *v. cap. lateralis*. Снизу и медиально, на границе с *exoccipitale*, *opisthoticum* ограничивает полукруглую вырезку около яремного отверстия. Яремное отверстие лежит на дне глубокой ямки, обращенной почти прямо вниз, как это типично для цинодонтов (а не назад, как у горгонопсий). Далее, вниз от вырезки, *opisthoticum* продолжается в небольшой отросток, который, как это видно с вентральной стороны, соединяется медиально с базисфеноидом. К передне-боковой стороне этого отростка плотно примыкает проксимальный конец *stapes*, упирающийся здесь в *fenestra ovalis*. Нижний край *opisthoticum* своеобразно изогнут и продолжается латерально в узкий горизонтальный отросток, имеющий разрыхленную поверхность и не доходящий до *quadratum*; повидимому, здесь имелось хрящевое окончание кости. Над отростком *opisthoticum* граничит изогнутым швом с направленным вниз отростком *squamosum* (рис. 3, 4, *Op*).

Squamosa (рис. 1—3, *Sq*) занимают около $\frac{1}{4}$ всей затылочной поверхности. Верхняя сторона кости свободна, постепенно сужается вверху и составляет боковой участок затылочного гребня. На уровне верхней границы между *interparietale* и *supraoccipitale* от *squamosum* отходит вперед, под углом в 45° , скуловой отросток, который, сужаясь, соединяется косым коротким швом с задним отростком *jugale* и образует совместно с ним довольно тонкую, лежащую горизонтально скуловую дугу. Медиально *squamosum* соединяется с *tabulare* слегка наклонным швом, нижняя треть которого прерывается ямкой *f. subtabularis*. Внизу и медиально соединяется с *opisthoticum* и отдает под *f. subtabularis* небольшой, направленный вниз отросток. Внизу налегает на *quadratum*. Нижний край крепко соединен со вдающимся в него верхним отростком *quadratum*. Кроме того *squamosum* образует еще один небольшой отросток для *quadrato-*

jugale (рис. 3, *Sq*). Наружный край налегает на quadrato-jugale, соединяясь с последним зубчатым швом. На затылочной поверхности squamosum развиты несколько отчетливых гребней по границам кости и пересекающих ее, говорящих о сильной шейной мускулатуре.

Quadratum (рис. 1—4, *Q*) — небольшое, прямоугольных очертаний, образует на нижнем свободном конце горизонтально лежащий челюстной мышцелок. Поверхность кости несет ряд утолщений и выступов, из которых наибольшего развития достигает направленный вверх, в виде небольшого отростка, плотно входящий в сводообразную вырезку squamosum.

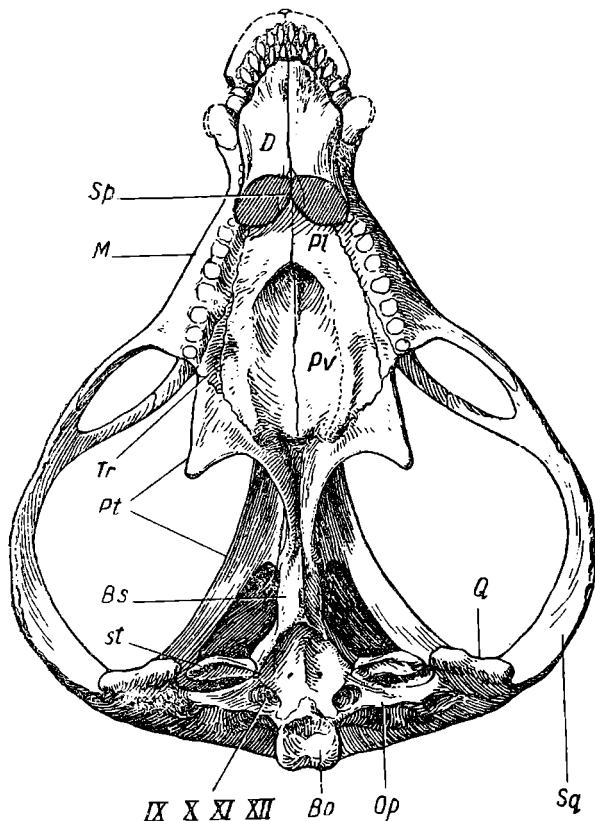


Рис. 4. *Periocynodon sushkini*. Вентральная поверхность черепа № 2469. $\times 1$. *Bo* — basioscipitale, *Bs* — basisphenoidale, *D* — dentale, *M* — maxillare, *Op* — opisthoticum (paroccipitale); *Pl* — palatinum, *Pv* — praevomer, *Pt* — pterygoideum, *Q* — quadratum, *Sq* — squamosum, *Sp* — spleniale, *St* — stapes, *T* — transversum. IX, X, XI, XII — отверстия нервов.

Вся верхняя граница quadratum и squamosum весьма плотно закреплена и не оставляет места для более или менее свободного сочленения quadratum со squamosum. Латерально вверх quadratum граничит с медиальной стороной отростка squamosum, направленного вниз, налегающего далее на quadrato-jugale (рис. 3, 4, *Q*). Далее латеральная граница quadratum выражена вертикальным швом с quadrato-jugale.

Quadrato-jugale (рис. 2, 3, 5, *Qj*) маленькое, удлиненное, с массивным основанием и направленным вверх отростком, который принимает у своего основания налегающий вдающийся в него отросток squamosum. Далее вверх этот отросток плотно соединяется швом медиально со squamosum. Латеральный отдел свободен. Непосредственно под нижним отростком squamosum поверхность quadrato-

jugale несет небольшую глубокую вырезку для foramen paraquadratum, а расширенное основание медиально граничит с quadratum. Нижний и наружный края остаются свободными и представляют собою наружную часть «катушкообразного» единого челюстного сустава.

Вентральная поверхность черепа (рис. 4). Basioscipitale (*Bo*) на вентральную поверхность черепа обращено своей нижней вогнутой пластинкой (тело кости), поддерживающей сочленовную фасетку затылочного мышцелка. Спереди от мышцелка поверхность basios-

