

ОТРЯД PROBOSCIDEA: СТРАНИЦЫ ИСТОРИИ

А.К. Агаджанян

Палеонтологический институт РАН

Хоботные, Proboscidea, один из самых удивительных и важных отрядов млекопитающих в истории Земли. Его представители составляли значительную компоненту биологических ресурсов в низких и средних широтах и одновременно играли большую роль в формировании ландшафтов Земли начиная с середины кайнозоя.

Ископаемые остатки хоботных были известны достаточно давно. Еще древние греки обратили внимание на очень крупные черепа с одним отверстием ниже лба, которые встречались на островах Средиземного моря. Это были черепа карликовых слонов, которые обитали на островах и вымерли к голоцену. По-видимому, именно эти находки явились основой легенды о циклопах. Постоянно встречались с костями и бивнями мамонтов жители Сибири. Большое количество палеонтологического материала, в том числе и по древним хоботным, поступало при разработке известняков Монмартра в начале XIX в. К началу XX в. был накоплен огромный фактический материал, как в Европе, так и в Северной Америке, по морфологии и распространению ископаемых Proboscidea. Эти материалы были сведены в фундаментальной работе крупнейшего американского палеонтолога Генри Фаерфилда Осборна (Osborn, 1936, 1942). В этом труде, помимо огромного фактического материала, изложены и представления Г.Ф. Осборна об эволюции хоботных. Следующим крупным этапом по анализу накопленного материала и созданию эволюционной модели были работы Х. Тобина, которые посвящены преимущественно европейским мастодонтам (Tobien, 1968, 1971, 1972, 1973a, 1973b, 1975, 1976). Описанию и анализу данных по слонам плейстоцена Европы посвящены работы Е. Гюнтера (Guenther, 1968a, 1968b, 1969a, 1969b, 1978, 1986). Появились попытки использовать кладистику для решения задач таксономии хоботных (Tassy, 1988). Большой вклад в изучение ископае-

мых Proboscidea внесли отечественные палеонтологи: М.В. Павлова (Pavlowa, 1894, 1910, 1914, 1931), И.А. Дуброво (1960, 1976, 1990, 1991), В.Е. Гарутт (1954, 1972, 1977, 1986), Л.И. Алексеева и др. В отечественной и зарубежной литературе существует огромное количество публикаций с описанием отдельных находок ископаемых хоботных. Эти обширные материалы легли в основу настоящего очерка, посвященного истории Proboscidea.

Принципиальные трудности построения сценария эволюции хоботных состоят в том, что на протяжении своей истории представители отряда осуществляли пространственные экспансии, которые, за исключением Австралии, охватывали все континенты и самые разнообразные ландшафты. При этом морфологические преобразования в территориально удаленных группах очень часто протекали параллельно, на что указывали и Осборн, и Тобин, и Тасси. Это, прежде всего, относится к строению щечных зубов: премоляров и моляров. Кроме того, в эволюции Proboscidea чаще, чем в других группах млекопитающих, встречалось явление обратного преобразования признаков. Все это затрудняет выделение плезиоморфий и апоморфий при построении филогенетических древ. В настоящей работе, в противоположность традиции, в качестве руководящих рассматриваются не преобразования коронки щечных зубов, а строение черепа, челюстного аппарата, симфиза нижней челюсти и другие эволюционно менее мобильные признаки (табл. 1).

Представители отряда появились в палеонтологической летописи во второй по-

Таблица 1. Матрица признаков челюстного аппарата и зубов основных групп Proboscidae.

| | Симфиз н. челюсти | Нижние резцы | | Верхние резцы | | Эмаль резцов | | верх. С | Колич. Р и М | | Цемент моляров | структура коронки |
|--------------------------------------|----------------------|----------------|--------|---------------|--------|-------------------|-------|---------|--------------|-------|-------------------|----------------------|
| | | форма | колич. | форма | колич. | ниж. | верх. | | ниж. | верх. | | |
| Moeritherium | средний | О | 2 | О | 3 | ? | верх. | 1 | 6 | 6 | нет | бутры |
| Phaiomiya | длинный | У | 1 | О | 1 | нет | верх. | 0 | 6 | 6 | нет | бутры |
| Palaeomastodon | средний | О | 1 | О | 1 | ? | верх. | 0 | 5 | 6 | нет | бутры |
| Mammot | короткий | О | 1 | О | 1 | нет | верх. | 0 | 2-3 | 2-3 | нет | гребни |
| Amebelodon | длинный | У | 1 | О | 1 | нет | верх. | 0 | 2 | 2 | нет | бутры |
| Triphodon s.st. | длинный | У | 1 | О | 1 | есть | ? | 0 | 2 | 3 | нет | бутры |
| Serridentinus | длинный | У | 1 | О | 1 | нет | верх. | 0 | 2 | 4-3 | нет | бутры |
| Choerolophodon | средний | О | 1 | О | 1 | нет | верх. | 0 | 2 | 3 | нет/есть | бутры |
| Rhynchotherium | длинный | О | 1 | О | 1 | есть ⁴ | верх. | 0 | 2-3 | 2-3 | нет | бутры |
| Platybelodon | длинный | У ⁵ | 1 | О | 0-1 | нет | верх. | 0 | 1-2 | 2 | нет | бутры |
| Torynobelodon | длинный | У ⁵ | 1 | О | 1 | нет | верх. | 0 | 1-2 | 2 | нет | бутры |
| Tetraloph. angustidens | длинный | О | 1 | О | 1 | нет | верх. | 0 | 2 | 3 | нет/есть | бутры |
| Tetraloph. longirostris | средний | О | 1 | О | 1 | нет | верх. | 0 | 1-2 | 2 | нет/есть | бутры |
| Miomastodon | средний | О | 1 | О | 1 | нет | верх. | 0 | 2 | 2 | нет | бутры |
| Pliomastodon | средний | О | 1 | О | 1 | нет | верх. | 0 | 2 | 2-3 | нет | гребни |
| Apancus | короткий | нет | - | О | 1 | - | верх. | 0 | 1-2 | 2 | есть | бутры |
| Eubelodon (Tetralophodon (Mortilia)) | средний | нет | - | О | 1 | - | верх. | 0 | 2 | 2 | есть | бутры |
| Cuvieronius | короткий | нет | - | О | 1 | - | верх. | 0 | 2 | 2 | нет | бутры |
| Cordilleron (syn. Cuvieronius) | короткий | нет | - | О | 1 | - | верх. | 0 | 2 | 2-3 | есть ² | бутры |
| Stegomastodont | короткий | нет | - | О | 1 | - | верх. | 0 | 1-2 | 1-2 | нет | бутры |
| Synconolophus | средний | нет | - | О | 1 | - | верх. | 0 | 2 | 2-3 | есть ² | бутры |
| Zygodontodontini | короткий | нет | - | О | 1 | - | верх. | 0 | 2 | 2 | нет | бутры-гребни |
| Stegodontidae | короткий | нет | - | О | 1 | - | верх. | 0 | 1-2 | 1-2 | нет/есть | гребни |
| Elephantidae | короткий | нет | - | О | 1 | - | верх. | 0 | 1 | 1 | есть | пластины |
| Numidotherium | короткий | О | 1 | нет | - | - | верх. | 0 | - | - | - | гребни |
| Prodeinotherium | короткий | О | 1 | нет | - | - | верх. | 0 | 2 | 3 | - | гребни |
| Deinotherium | короткий | О | 1 | - | нет | - | верх. | 0 | 2 | 3 | нет | гребни |
| Barytherium | короткий | О | 1 | ? | - | есть | ? | ? | 3 | 3 | нет | гребни |

О - бивни в поперечном сечении имеют округлую форму

У - бивни плоские, выгнуты вентрально вдоль оси зуба.

1 - продольные полосы эмали закрученные вдоль бивней (на 1 - 1,5 оборота)

2 - небольшое отложение цемента (Osborn, 1936, p. 559)

3 - M. Weber, 1928

4 - широкая полоса эмали (Traite paleontologie, 1958, p. 220, Osborn, 1936, p. 483)

5 - резцы состоят из большого количества отдельных дентиновых стержней

6 - эмаль представлена "остатками" или "следами" (Osborn, 1936, p. 157)

7 - продольная полоса эмали (Traite paleontologie, 1958, p. 246)

ловине эоцена. Они дали вспышки таксономического разнообразия в начале олигоцена, в миоцене, в первой половине плиоцена (рис. 1). Начиная с раннего плейстоцена разнообразие хоботных постепенно снижалось, однако ареал группы максимально расширился, охватывая почти все Северное Полушарие и Южную Америку. В это время они составляли важнейшую часть консументов первого порядка наземных сообществ от тропической зоны до побережья Ледовитого океана. На рубеже плейстоцена и голоцена происходит их вымирание на обоих Американских континентах и в Северной Евразии. В настоящее время, как известно, ареал Proboscidea ограничен саванными ландшафтами Африки и тро-

пическими лесами Юго-Восточной Азии.

Происхождение хоботных связано с основанием ствола копытных, точнее, с отрядом Condylarthra, первые представители которого появились еще в позднем мелу, приблизительно 80-65 млн. л. назад. Это были небольшие зверьки, по размеру едва превосходящие мышей. Расцвет Condylarthra приходился на вторую половину палеоцена (60-55 млн. л. назад), когда они имели наибольшее географическое распространение и численность. В это время некоторые их представители достигали размеров овцы и даже кабана. В эоцене (55-38 млн. л. назад) разнообразие Condylarthra стало сокращаться, и к началу олигоцена (около 38 млн. л. назад) в Северном Полу-

шарии они окончательно угасают. В Южной Америке их вымирание затянулось до миоцена (приблизительно 20 млн. л. назад). К концу палеоцена от *Condylarthra* обособились представители современных отрядов копытных: *Perissodactyla* (тапиры, носороги, лошади), *Artiodactyls* (свины, верблюды, олени, жирафы, антилопы, бизоны), *Proboscidea* (даманы), а чуть позже – *Proboscidea*.

Родиной отряда *Proboscidea*, вероятно, можно считать Северную Африку, где в эоценовых отложениях Фаюма в Египте найден самый древний представитель отряда – *Moeritherium*. Это было животное небольшого размера, с вытянутым телом и короткими ногами. Его высота в холке достигала 70 см. Череп был низкий. Носовое отверстие расположено на переднем конце черепа. Воздушные полости развиты слабо. Симфизный отдел нижней челюсти длинный. Диастема короткая. Представлен почти полный набор верхних и нижних резцов и щечных зубов. Зубная формула *Moeritherium*:

$$\frac{I\ 3; C\ 1; PM\ 3; M\ 3}{I\ 2; C\ 0; PM\ 3; M\ 3}$$

Из резцов самые крупные – I_2 , I_1 , I_3 верхней челюсти и I_1 нижней челюсти – небольшие. Верхние I^2 сильно изогнуты книзу, подобно резцам грызунов. Нижние I_2 наклонены вперед, но слабо изогнуты. Кронуи верхних резцов покрыты эмалью. *Moeritherium* – единственное из хоботных, у которого сохраняется верхний клык. Щечные зубы несут по четыре бугра, последний моляр обладает задним талоном.

Кости скелета относительно стройные, особенно *humerus*. Крестец вытянут назад, что свидетельствует о длинном хвосте. Подвздошная кость (*ilium*) вытянутая и узкая. Животное, вероятно, имело небольшой хоботок, подобно тапиру, и вело полуводный образ жизни. В среднем эоцене – нижнем олигоцене Египта известно около 7 видов рода *Moeritherium*.

Из верхнего эоцена и нижнего олигоцена Африки описаны также роды *Palaeomastodon* и *Phiomia*, имевшие уже значительно больше признаков хоботных. Черепа их увеличены в высоту за счет развития воздушных полостей; все резцы, кроме бивней (I_2), редуцировались; носовое отверстие заметно отодвинуто назад и вверх. Зубная формула этих хоботных:

$$\frac{I\ 1; C\ 0; PM\ 3; M\ 3}{I\ 1; C\ 0; PM\ 2; M\ 3}$$

Все перечисленные зубы функционировали одновременно.

Несмотря на сходство формальных параметров, по целому ряду морфологических признаков два названных рода значительно отличались друг от друга.

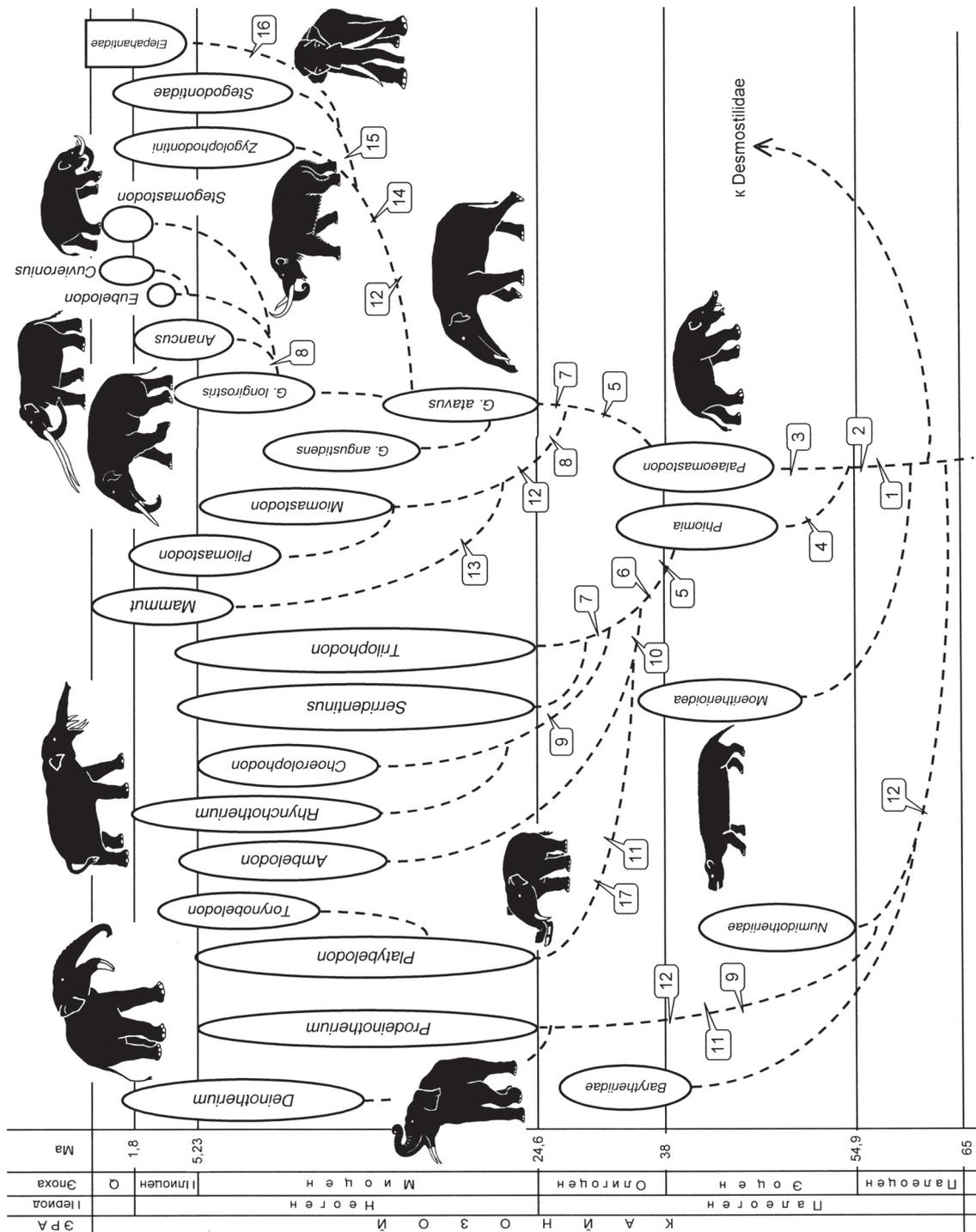
Представители *Palaeomastodon* имели довольно короткий нижнечелюстной симфиз, подобно *Moeritherium*, и округлые в поперечном сечении резцы. В челюсти одновременно функционировало по 6 щечных зубов. Верхние премоляры, P^2 , имели уплощенную с боков коронку режущего типа. Остальные щечные зубы несли по четыре бугра, а моляры еще и задний талон. Высота *Palaeomastodon* в холке составляла 2,3 м. По-видимому, это были обитатели лесных биотопов, питавшиеся наземными растениями.

Представители *Phiomia* имели длинный нижнечелюстной симфиз (табл. 1). Их нижние резцы были сильно уплощены и имели форму желобов, изогнутых вентрально. У некоторых видов *Phiomia* наружный край нижних резцов имел небольшие выемки в количестве 5-6, что придавало наружному краю резцов волнистый характер. Верхние резцы были покрыты эмалью с наружной стороны и имели овальную форму с острым нижним ребром в поперечном сечении. Их моляры обладали тремя парами бугров и небольшим задним талоном. Высота в холке у *Phiomia* составляла 1,35 м. Судя по всему, они были обитателями болотных и околоводных биотопов. Таким образом, представители *Phiomia* обладали морфологически более специализированными и эволюционно более продвинутыми признаками по сравнению с представителями *Palaeomastodon*.

Тенденция морфологических преобразований, которая выразилась при переходе от *Moeritherium* к *Palaeomastodon* и *Phiomia*, сохранялась и в дальнейшей эволюции *Proboscidea*. На протяжении практически всей истории хоботных происходило увеличение размеров тела животных, уменьшение числа одновременно функционирующих щечных зубов и усложнение структуры их коронки, сокращение количества резцов при резком увеличении их размеров. При этом они дали несколько эволюционных линий, в которых прослеживается частый параллелизм морфологических изменений.

Вероятно, от группы, близкой *Phiomia*, произошли бугорчатозубые мастодонты ствола *Trilophodontidae* и их производ-

Рис. 1. История Proboscidea. Цифрами обозначены важнейшие апоморфии, маркирующие девиацию основных ветвей Proboscidea: 1 - полная редукция клыков; 2 - олигодонтия резцов; в верхней и нижней челюстях функционирует только по одной паре резцов; 3 - нижние резцы округлые в поперечном сечении; 4 - нижние резцы уплощены дорзо-вентрально в поперечном сечении и выгнуты вентрально вдоль оси зуба; 5 - начало олигодонтии моляров: нормальная дифидонтия сменяется таким типом смены зубов, при котором одновременно функционирует лишь 2-3 щечных зуба; 6 - увеличение длины симфиза нижней челюсти; 7 - увеличение высоты черепа, связанное с увеличением его веса и усилением шейных связок; 8 - укорачивание длины симфиза нижней челюсти, сопровождающее редукцию нижних резцов; 9 - изгиб симфиза нижней челюсти вниз; 10 - уменьшение верхних резцов; 11 - редукция верхних резцов; 12 - формирование гребнезубости щечных зубов; 13 - редукция нижних резцов; 14 - полная редукция нижних резцов; 15 - полная олигодонтия щечных зубов, при которой в каждой половине челюсти функционирует только по одному зубу; остальные зубы закладываются, прорезываются и начинают функционировать по мере стирания своего предшественника; 16 - появление наружного цементы на щечных зубах; 17 - появление "ден-тиновых стержней" в структуре нижних резцов.



ные: Rhynchotheriinae и Platybelodontinae (рис. 1). В начале миоцена они очень широко расселились по всему Северному Полушарию. Представители одной ветви: роды Trilophodon, Serridentinus и Rhynchotherium в целом сохраняют морфологический тип близкий исходному. У них происходит дальнейшее увеличение высоты черепа, удлиняются верхние резцы (бивни), симфиз нижней челюсти несколько вытягивается, сохраняя при этом положение относительно зубного ряда близкое горизонтальному. Количество одновременно функционирующих зубов уменьшается до 2-3 в нижней и до 3 (редко 4) в верхней челюстях (табл. 1). Судя по строению посткраниального скелета, это были обитатели плакоров, занятых лесной растительностью.

В другой ветви потомков Phiomia, к которой принадлежат роды Choerolophodon и Platybelodon, происходило, напротив, уменьшение размеров верхних резцов (бивней), значительное удлинение нижнечелюстного симфиза и дальнейшее изменение формы нижних резцов, которые становятся все более широкими, плоскими и вентрально изогнутыми, как, например, у Ambelodon (табл. 1). В крайнем выражении, у евроазиатских Platybelodon и североамериканских Tugynobelodon, почти полностью редуцируются верхние резцы, а нижние приобретают лопатообразную форму. При этом меняется и внутренняя структура резцов, которые у Platybelodon и Tugynobelodon образованы большим количеством продольных дентиновых стержней, длиной около 30 см каждый, соединенных цементом. Снизу поверхность резцов была покрыта эмалью. Все это обеспечивало их повышенную прочность. Вероятно, эти очень своеобразные животные были обитателями околородных биотопов и питались стеблями, корневищами и клубнями водных растений (Борисяк, 1928; Osborn, 1936).

Иной эволюционный ствол хоботных образуют потомки рода Palaeomastodon (рис. 1). Для них характерно округлое сечение верхних и нижних резцов. При этом, нижнечелюстной симфиз, первоначально умеренной длины, вытягивается у среднемиоценовых форм, а затем постепенно укорачивается (табл. 1). Мастодонты такого адаптивного типа были распространены преимущественно в Евразии, где они представлены последовательностью: Gomphotherium atavus – Gomphotherium

angustidens – Gomphotherium longirostris – Anancus orvernensis. Они известны также из Северной Америки, где образуют последовательность: Miomastodon – Pliomastodon – Mammuth. Укорачивание нижней челюсти у евразийских представителей этих хоботных сопровождалось уменьшением нижних резцов, а у самой поздней, плиоценовой группы, A. orvernensis, нижние резцы полностью редуцировались. При этом их нижняя челюсть приобрела морфологическое сходство с челюстью слонов. Аналогичная тенденция характерна и для североамериканских Miomastodon–Pliomastodon. Однако у них не происходило полной редукции нижних резцов, и даже позднеплейстоценовый представитель этой эволюционной линии род Mammuth обладал нижними резцами, правда, очень небольшими. Можно предполагать, что именно удлинение челюстного аппарата на ранних этапах эволюции хоботных привело к преобразованию лицевой мускулатуры этих млекопитающих, срастанию верхней губы и тканей наружных ноздрей с образованием уникальной морфологической структуры – хобота. На это ушло приблизительно 10 млн. л.: от раннего олигоцена до раннего миоцена. Вытягивание челюстного аппарата повлекло за собой утяжеление всей головы, что потребовало значительного усиления шейных мышц. Это, в свою очередь, привело к разрастанию затылочной части черепа и к увеличению массивности шейных позвонков и их остистых отростков. Все это увеличило нагрузки на передний пояс конечностей и потребовало его усиления. Так закладывались комплексные преадаптации появления настоящего хобота. Во второй половине миоцена началось укорачивание челюстного аппарата. При этом, однако, хобот и все морфологические структуры, обеспечивающие его функционирование, сохранились. В плиоцене окончательно сформировалась жизненная форма “слоны” – одна из немногих групп млекопитающих, способная к тонкой и точной манипуляции предметами вне собственного организма. Подобными возможностями обладают некоторые фалангериды из сумчатых, грызуны и, конечно, приматы. Причем в этой последовательности существует огромный разрыв по уровню организации между грызунами и приматами. Хоботные по точности координации своих движений и сложности поведения стоят ближе к приматам, чем к грызунам.

Таким образом, миоцен – время радиации мастодонтов, имевших вытянутую роstralную часть черепа. К началу плиоцена большинство специализированных групп, имевшее массивные и уплощенные нижние резцы и редуцированные верхние резцы, вымирает. Новая радиация мастодонтов происходит на базе тех групп, у которых сохранились верхние резцы (бивни) и неспециализированные (небольшие и округлые в поперечном сечении) нижние резцы, см. табл. 1. При этом в разных линиях параллельно протекает укорачивание нижней челюсти и всей лицевой части черепа, увеличение верхних резцов и сокращение количества одновременно функционирующих щечных зубов. Параллельно этому происходил процесс модернизации и самих этих зубов. Постепенно исчезают хоботные, имевшие бунодонтные щечные зубы “три-” и “тетраллофодонтного” типа. Преимущественное распространение получают “циголофодонтные”, гребнезубые мастодонты. Высота коронки их щечных зубов увеличивается, брахидонтию сменяет мезодонтия, в некоторых эволюционных линиях щечные зубы приобретают наружный цемент.

В Евразии характерными представителями плиоценовой радиации хоботных являются роды *Anancus* и *Zygodon* (рис. 1). Первый из них был, вероятно, прямым наследником тетраллофодонтных мастодонтов миоцена, второй – уклоняющейся линии гребнезубых мастодонтов. В Западном Полушарии мастодонты плиоцена также представлены несколькими эволюционными линиями. В плиоцене произошло восстановление Панамского сухопутного моста (Каландадзе, Раутиан, 1991; Симпсон, 1983), и хоботные впервые проникли в Южную Америку. В это время они занимали огромную территорию от Лабрадора до Анд. При этом степень изоляции различных зоогеографических популяций была довольно значительной, что обуславливало высокое таксономическое разнообразие Proboscidea в Западном полушарии. Один из родов, *Stegomastodon*, был распространен в плиоцене на территории современного Техаса, Небраски, Аризоны, Айовы, Оклахомы. Представители рода *Eubelodon* в среднем плиоцене обитали в Небраске. Род *Cordilleron* был распространен в плиоцен-плейстоцене в Кордильерах, Эквадоре, Боливии, его остатки найдены также на равнинах Аргентины, в Мексике, Техасе, Калифорнии, Аризоне.

Род *Cuvieronius* был характерен для плиоцен-плейстоцена Бразилии, Аргентины, реже встречался в Чили, и в Андах на север доходил до Эквадора. Реликтовый род *Mammuth* был распространен повсеместно в плейстоцене Северной Америки, включая Аляску и Канаду.

Особое место в системе хоботных занимают *Deinotherioidea*. Впервые их остатки были найдены в XVII в. (Sinturet, 1986). Первоначально их находки ограничивались позднемиоценовыми и плиоценовыми молассовыми отложениями Альп, Карпат и зоной Причерноморья. К настоящему времени динотерии описаны из миоцена – среднего плиоцена Европы, среднего миоцена – среднего плиоцена Азии, раннего миоцена – среднего плейстоцена Северной Африки. Кроме того, в последние годы были открыты значительно более древние и архаичные формы.

Древнейший представитель *Deinotherioidea* был описан из верхов нижнего эоцена Алжира (Mahboubi et al., 1984) под именем *Numidotherium*. Его череп имеет признаки, типичные для неспециализированных Proboscidea. Зубная система характеризуется наличием в верхней челюсти трех резцов, из которых самый крупный – второй, и небольшого клыка. В нижней челюсти присутствуют только два резца, направленные под углом вперед и вверх. Коронка нижнего I2 уплощена. В верхней и нижней челюсти одновременно функционируют по 6 щечных зубов (3 премоляра и 3 моляра). По этим признакам *Numidotherium* напоминает *Moeritherium*. Однако строение щечных зубов существенно иное. У *Numidotherium* коронки моляров имеют по два поперечных гребня, а премоляров – один крупный бугор (табл. 1). Кости конечностей полностью соответствуют наземным млекопитающим. Пяточная и таранная кости по своему строению близки этим костям *Palaeomastodon beadnelli* (Mahboubi et al., 1984). Таким образом, по строению резцовой части челюстного аппарата *Numidotherium* напоминает *Moeritherium*, а по строению щечных зубов – *Deinotherium*. Высота этих животных составляла около 1 м.

Эволюционно более продвинутыми были представители рода *Prodeinotherium*. Они достигали в высоту 2-2,5 м. Их зубная система, особенно по строению щечных зубов, была аналогична зубной системе *Deinotherium*. Однако нижние бивни не были столь сильно, как у *Deinotherium*,

изогнуты вниз. Они торчали вперед и лишь слегка были отогнуты вентрально. Представители *Prodeinotherium* в раннем миоцене имели довольно широкое распространение. Они известны из Восточной Африки, Передней Азии и Центральной Европы (Vögös, 1989). Самый поздний представитель рода – *Prodeinotherium bavagicum* из европейского среднего-позднего миоцена – имел черты, переходные от *Prodeinotherium* к *Deinotherium*. Вероятно, это тот несчастный в палеонтологии случай, когда можно наблюдать анагенетическую трансформацию одного рода в другой.

Наиболее специализированным представителем этого эволюционного ствола хоботных является род *Deinotherium*. Отличительной его особенностью является полное отсутствие верхних бивней при сильном развитии одной пары нижних резцов, которые изогнуты у поздних форм книзу. Череп довольно низкий, его затылок наклонен вперед. Лицевая часть черепа несет очень большое носовое отверстие, что позволяет предполагать существование крупного хобота. Плезiomорфное состояние сохраняют щечные зубы, которые, в противоположность зубам других Proboscidea, функционировали одновременно в количестве пяти: 2 премоляра и 3 моляра. В целом зубная формула *Deinotherium*:

$$\frac{I0; C0; PM2; M3}{I1; C0; PM2; M3}$$

Сами зубы имеют очень примитивное строение. Коронка каждого из них состоит из четырех бугров, образующих два поперечных гребня, аналогично зубам тапиров. Лишь *M1* несут иногда дополнительный третий гребень. Собственно динотерии были крупными высоконогими животными с длинным хвостом. Их высота в холке достигала 3,6 м. Существуют две интерпретации их образа жизни. По одной версии это были обитатели плакоров, питавшиеся листьями деревьев (Müller, 1989), по другой – динотерии были околводными животными и питались корневищами и клубнями водных растений. Просуществовав около 30 млн. лет эта линия угасла без потомков.

В позднем миоцене, вероятно, от какой-то архаичной формы гребнезубых (или бугорчато-зубых) мастодонтов обособилась линия *Stegodontinae* (рис. 1), ареал которой охватывал преимущественно территорию Индостана и Юго-Восточной Азии. Хоботные этой эволюционной линии имели довольно низкий плезиоморфный череп,

длинные и почти прямые верхние бивни. Их нижняя челюсть была “слонового” типа: с коротким симфизом, без резцов. Животные имели вытянутое тело и были сравнительно невысокого роста. Самый крупный *S. ganesa* достигал в холке 3 м, а вид, обитавший на Яве, – лишь 1,2 м (Müller, 1989). Вероятно, это были животные лесных и саванных ландшафтов, занимавшие экологическую нишу современных слонов. В пределах своего ареала они просуществовали вплоть до среднего плейстоцена. На протяжении своей довольно длительной истории представители *Stegodontinae* прошли несколько градуалистических этапов, что выражалось в трансформации щечных зубов. Уже у первых появившихся в палеонтологической летописи форм в челюсти одновременно функционировало не более двух зубов, а у поздних – только по одному. Менялась и структура коронки. У древнейших, позднемиоценовых и раннеплиоценовых видов коронки моляров имели 6 поперечных гребней, высота которых значительно уступала ширине коронки. Их щечные зубы не имели наружного цемента. У позднеплиоценовых и плейстоценовых видов коронка каждого зуба имела до 12-15 гребней, высота которых на поздних стадиях эволюции равнялась ширине коронки, а между гребнями откладывался наружный цемент. В плиоцене и плейстоцене представители *Stegodontinae* были довольно широко распространены: в Индо-Китае, на Филиппинах, островах Зондского архипелага и Японии.

Настоящие слоны семейства *Elephantidae* появились в конце среднего плиоцена приблизительно 3,5 млн. л. Назад (рис. 1, 2). Все представители семейства, за исключением карликовых форм, живших на островах Средиземноморья, были крупные животные, высота которых в холке достигала 3,5-4 м. Они характеризуются очень высоким черепом, который имеет многочисленные воздушные полости в затылочной части. Носовое отверстие сильно сдвинуто назад, а хоаны расположены почти непосредственно над гортанью.

Существенные изменения произошли в процессе эволюции с зубами Proboscidea. Бугры щечных зубов постепенно превратились в поперечные гребни, между которыми появился наружный цемент. Отложения наружного цемента позволили значительно увеличить высоту гребней, да и всей коронки. Кроме того, количество одновременно функционирующих зубов в

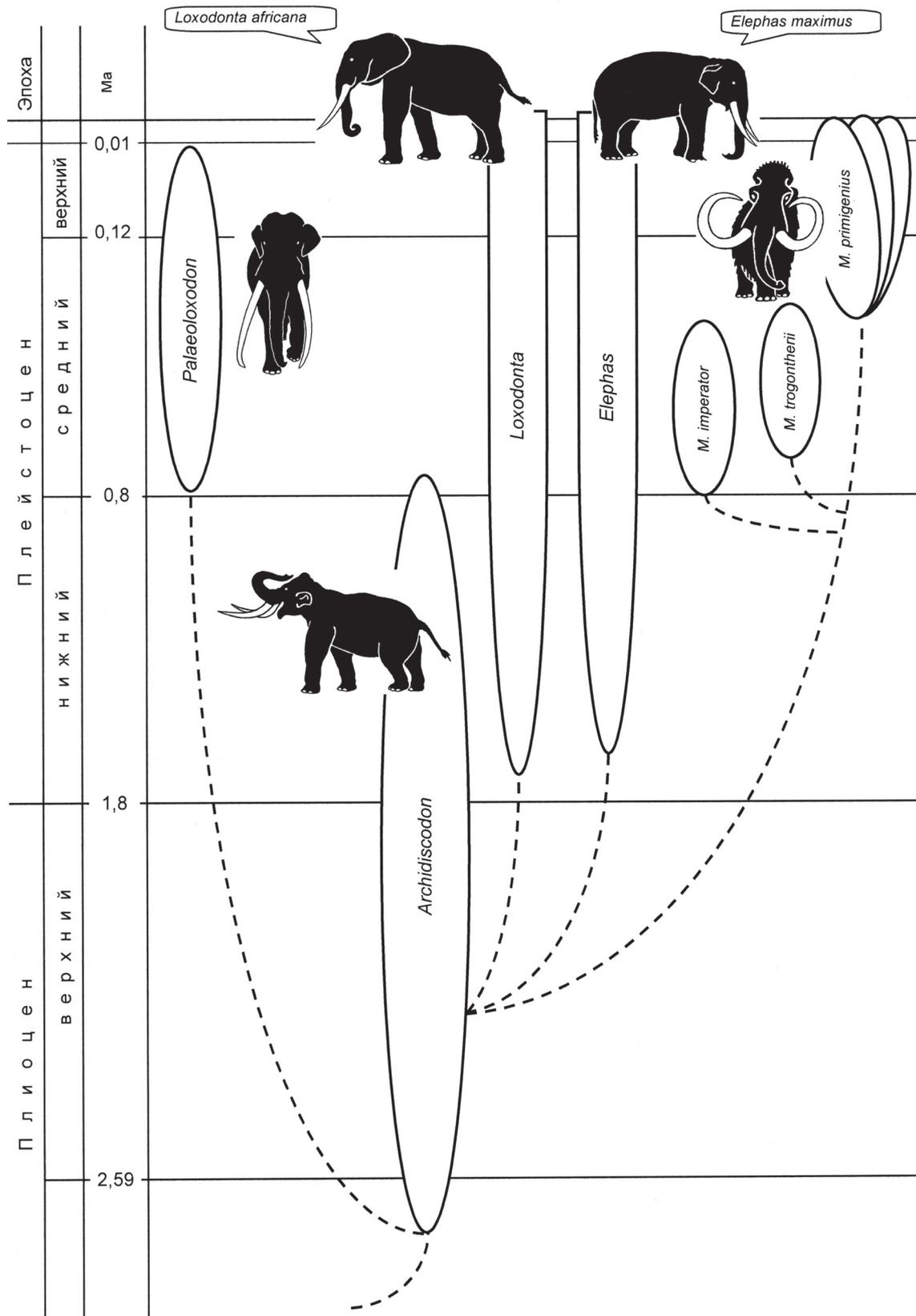


Рис. 2. История семейства Elephantidae.

каждой половинке челюсти сократилось до одного. Это позволило представителям Elephantidae заменять зубы шесть раз на протяжении жизни. Все это резко усилило устойчивость зубной системы к абразии, и, в свою очередь, позволило перейти к питанию травой. Зубная формула представителей Elephantidae:

$$\frac{I1; C0; P3; M3}{I0; C0; P3; M3}$$

В постоянной смене зубов сохраняются только верхние резцы. Они обладают постоянным ростом и превратились в большие бивни. Щечные зубы по мере изнашивания замещаются новыми, которые прорезаются сзади и продвигаются вперед на место своих предшественников. У современного индийского слона, например, P_2^2 сменяются на втором году жизни, P_3^3 – на пятом, P_4^4 – на девятом, M_1^1 – начинают функционировать только в возрасте 15 лет. Полная серия щечных зубов реализуется к 50-60 годам жизни слона. В современной фауне сохранились только два представителя семейства: *Elephas maximus*, индийский слон, обитающий в Индии, Индо-Китае, на Цейлоне, на островах Калимантан и Суматра, и *Loxodonta africana* – африканский слон, обитающий в Африке.

Древнейшие представители семейства – слоны рода *Archidiscodon*. В позднем плиоцене (виллафранке) они были распространены от южной Англии до Индии, Северной и Южной Африки. Они обитали повсеместно на юге Русской равнины, на Кавказе, на Южном Урале, в Узбекистане, Казахстане, на юге Якутии. Они имели низкие, довольно широкие щечные зубы, с небольшими пластинками, пространство между которыми заполнено цементом. Эмаль толстая. Длина бивней самцов *Archidiscodon* превышала 5 м. Высота животных в холке около 3,5 м. Число пластин на МЗ: II-17, частота на 10 см: 4-6,5, толщина эмали 2,5-3,5 мм. Слоны рода *Archidiscodon* населяли, по-видимому, ландшафты саванного типа.

Другой слон позднего плиоцена *Protelephas planifrons* был характерен для лесных биотопов Европы, Африки, Индии, Явы. Он имел относительно короткое и высокое туловище. Его череп был невысокий. Ноздри небольшие. Число пластин на МЗ: IO-II, частота пластин на 10 см – 3,5-4, толщина эмали 3,5-4 мм.

Представители рода *Mammuthus* были продолжателями эволюционной линии *Archidiscodon*. Они появились в палеонто-

логической летописи в начале среднего плейстоцена около 500 тыс. лет назад. В Евразии это был *Mammuthus trogontherii*. Он имел череп более короткий и высокий, чем у *A.meridionalis*. Коронки щечных зубов были высокие и широкие, с довольно толстыми пластинами. Эмаль образует синусные складки. На 10 см длины зуба приходится 6-7,5 пластин. Бивни у некоторых особей были слабо изогнуты, у некоторых – закручены спирально. Длина бивней, возможно, превышала 5 м.

Примерно в это же время в Северной Америке появляется *Mammuthus imperator*. Его высота в холке достигала 3,95 м, больше чем максимальная высота (3,25 м) африканского слона. Бивни в альвеолах расположены параллельно, а концы их расходились, изгибаясь вверх и назад. Нижняя челюсть короткая и толстая, щечные зубы очень крупные. Костные остатки этого мамонта найдены в Вайоминге, Монтане, Небраске, на юг до Мехико и Флориды.

Вершиной эволюционной линии *Archidiscodon-Mammuthus* явился собственно мамонт – *M.primigenius*. В позднем плейстоцене он был распространен повсеместно в Евразии и Северной Америке. Его череп был короче и выше, чем у *M.trogontherii*. Он имел высокий свод и острую макушку. Щечные зубы высокие, широкие, их эмаль имела множество мелких складочек. Максимальное количество пластин – 27. Количество пластин на 10 см длины зуба: 7-12. Длина бивней достигала 4 м (редко 5 м), вес – до 400 кг. Дистальная часть бивней была покрыта эмалью, которая у старых особей несет следы стирания. Судя по всему, мамонты использовали бивни в зимний период для добывания корма из под снега. Благодаря находкам туш мамонтов в Сибири хорошо известно строение их кожного покрова, мышечной ткани, внутренних органов. Тело поздних мамонтов было покрыто густой шерстью, длина волос на груди и бедрах достигала 70 см. Толщина подкожного жира составляла 7-9 см. Мамонт имел по одному выросту на верхнем и нижнем крае хобота, в противоположность индийскому слону, у которого пальцевидный выступ только на верхнем крае хобота. У африканского слона два «пальца» на конце хобота, но нижний раздваивается.

По размерам и пропорциям тела и по целому ряду других морфологических признаков мамонт традиционно рассматривался как родственник индийского слона. Однако новейшие генетические иссле-

дования современных слонов и мамонта вынуждают рассмотреть иную модель филогенетических взаимоотношений. Был проведен анализ фрагментов локусов 16S рРНК, 12S рРНК и цитохрома b (Hoss et al., 1994; Noro et al., 1998; Hagelberg et al., 1994; Yang et al., 1996; Ozawa et al., 1997; Раутиан, Дуброво, 2001). При этом, изучался цитохром b не только слонов и мамонтов, но еще и североамериканского мастодонта *Mammuth americanus*. Последнее особенно важно, т.к. американский мастодонт, единственный представитель очень примитивных мастодонтов, который дожил до конца плейстоцен, и его кости сохранили фрагменты ДНК, пригодные для изучения. Эти материалы показали, что генетическая дистанция между мастодонтами и слонами, включая мамонта, действительно достаточно велика. Они подтвердили необходимость отнесения мастодонтов и слонов к разным семействам, и свидетельствуют о достаточно давнем их расхождении в процессе эволюции: по крайней мере, в среднем плиоцене около 3,5 млн. л. назад.

Анализ нуклеотидных последовательностей выявил полиморфизм у мамонтов по этому признаку. Изучение фрагмента 16S рРНК (Hoss et al., 1994) четырех экземпляров мамонта разного геологического возраста из Сибири показало их разделение на две пары, в каждой из которых последовательности ДНК были идентичными, а сами пары отличались друг от друга на пять нуклеотидных замен. Сравнение данной последовательности мамонтов с таковой у индийского слона показало 4 и 3 замены (для первой и второй пары мамонтов), а у африканского – 4 и 5, тогда как современные слоны отличались друг от друга лишь на 2 замены (Раутиан, Дуброво, 2001). Это указывает на то, что видовое разнообразие мамонтов было выше, чем предполагалось до сих пор.

Тело мамонта было покрыто волосами, что было установлено еще в XIX в. Находки трупов мамонтов в вечной мерзлоте Сибири позволили детально восстановить строение его волосяного покрова (Mobius, 1892; Заленский, 1909; Верещагин, 1977). У мамонта от затылка до задней части тела росли длинные волосы, прикрывавшие плечи и спускавшиеся по обеим сторонам живота в виде бахромы, подобно той, которая встречается у яка. Волосы хвоста были длиннее, толще, более плоские и темные. Изучение гистологического строения волос (Соколов, Сумина, 1982)

показало, что мягкие пуховые волосы на всех участках тела животного достигали длины 1,5-3,5 см и толщины 0,03-0,06 мм. Промежуточные волосы были длиннее пуховых. Количество их больше, чем направляющих, но меньше, чем пуховых. У промежуточных волос так же, как и у пуховых волос, отсутствует сердцевина. Промежуточные волосы равномерно утончаются к концу. Их длина варьирует от 5,5 до 8,5 см, а толщина от 0,10 до 0,18 мм. Направляющие волосы грубые, толстые и длинные. Самые длинные волосы мамонта находились на хвосте (53-74 см), предплечье (48-68 см), бедрах (32-60 см) и на брюхе (30-45 см). Пуховые волосы были слабо пигментированы: светлорыжего цвета. Среди направляющих волос встречались как светлые, так и совсем черные.

Находки трупов в вечной мерзлоте позволили изучить содержимое желудков мамонтов и точно установить их диету. В кишечнике Киргилыхского мамонтенка преобладали остатки осок (*Carex* sp.), присутствовали плодики лютиков (*Ranunculus* sp.), щавеля (*Rumex acetosella*), лапчатки (*Potentilla* sp.), мегаспоры сибирского плаунка (*Selaginella* aff. *sibirica*), побеги 6 видов мхов и остатки сапрофитных грибов (Никитин, 1981). В желудке Юрибейского мамонта преобладали осоки рода *Carex* sp. (4 вида) и злаки (*Gramineae*), найдены 4 вида пушицы *Eriophorum*, 2 вида овсяниц *Festucaceae*, *Kobresia simpliciuscula*, куропаточья трава *Dryas* sp., губоцветные *Labiatae*, остатки мхов *Sphagnum* sp. и *Bryales* sp. (Горлова, 1982). Эти результаты, как и полученные ранее данные по Березовскому мамонту (Сукачев, 1914), показали, что мамонты позднего плейстоцена обитали в условиях открытых ландшафтов, аналогичных тундрам или тундро-степям, и питались преимущественно травянистой растительностью.

Приведенные факты и ряд других показывают, что мамонты позднего плейстоцена были обитателями своеобразных тундро-степных ландшафтов, о которых писал еще А. Nehring (1890). В холодные эпохи плейстоцена они были распространены от Атлантического побережья Франции до Западной Сибири и Чукотки. Кроме того, между побережьем Восточной Сибири и Аляски существовала огромная суша – Берингия. Эта суша была сложена преимущественно рыхлыми породами и льдом. При поднятии уровня океана в начале голоцена эти осадки стали интенсив-

но разрушаться процессами термоабразии и уходить по воду. Современные острова: Котельный, Новая Сибирь, Ляховские, о. Врангеля – остатки этого материка. Специальные исследования показывают, что и в настоящее время идет активный процесс их разрушения (Gavrilov et al., 2003).

На рубеже плейстоцена и голоцена стал исчезать ледниковый щит Скандинавии и начала восстанавливаться лесная зона умеренных широт Евразии. Это привело к резкому сокращению площади пастбищ и, следовательно, ареала *Mammuthus primigenius*. Популяции мамонта отступили на север континента. Но и здесь распадающаяся на отдельные острова Берингия не могла их обеспечить достаточным пространством. Именно из Арктики известны наиболее поздние находки мамонтов. Кости мамонта с побережья п-ова Таймыр имеют радиоуглеродные датировки: 9670 ± 160 лет В.Р. и 9780 ± 40 лет В.Р. (Sulerzhitsky, 1997; Sulerzhitsky, Romanenko, 1999). Это самые поздние даты с континентальной части Северной Азии. Однако на островах Ледовитого океана мамонты еще сохранялись какое-то время. Так, для о. Врангеля имеются радиоуглеродные датировки костей: 7710 ± 40 , 4370 ± 70 и даже 3920 ± 30 лет В.Р. (Sulerzhitsky, 1997; Sulerzhitsky, Romanenko, 1999). Более поздние обзоры подтверждают эти данные (Kuzmin et al., 2001). Для о. Врангеля к настояще-

му времени получено более 20 радиоуглеродных датировок, и они укладываются в интервал 7710-3730 лет В.Р. Для континентальной части Сибири имеется более 300 радиоуглеродных датировок из более чем 140 местонахождений; самые поздние из них: 9670, 9600 лет В.Р. (Kuzmin et al., 2001).

Сохранение популяций мамонтов в голоцене на островах, вне досягаемости человека и значительно более раннее исчезновение мамонта на материке свидетельствует о значительном прессе со стороны древних охотников. Вероятно, два важнейших фактора привели к окончательному исчезновению мамонта. С одной стороны, разрушение тундро-степной биоты резко сократило ареал этого вида, снизило плотность популяций и занимаемые ими территории, лишило возможности дальних кочевков. С другой стороны, усиливалось давление человека на эти популяции. Два названных фактора, действовавшие одновременно, и привели к вымиранию этого уникального вида млекопитающих.

Работа выполнена при поддержке ФЦП «Козволюция экосистем в условиях глобальных изменений прошлого», РФФИ, проекта № 02-04-48458, НШ, проекта 1840. 2003. 4. и программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН: «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

ЛИТЕРАТУРА

- Борисяк А.А. О *Platybelodon danovi* n. gen. n. sp. - новом мастодонте из чокракских отложений Кубанской области // Ежег. Русск. палеонт. о-ва. 1928. Т. 7 (1927). С. 105-120.
- Гарутт В.Е. Южный слон *Archidiskodon meridionalis* (Nesti) из плиоцена северного побережья Азовского моря // Тр. ком. по изуч. четв. периода, 10, вып. 2, 1954. С. 1-76.
- Гарутт В.Е. Скелет хазарского мамонта *Mammuthus cf. chosaricus* Dubrovo из среднеплейстоценовых отложений р. Орья (бассейн р. Камы) // Вопросы стратиграфии и корреляции плиоценовых отложений Северной и Южной частей Приуралья. Инт геол. Башкирский филиал АН СССР, вып. 2, Уфа, 1972. С. 35-55.
- Гарутт В.Е. Зубная система слонов в онтогенезе и филогенезе // Труды ЗИН АН СССР. Т. 73, 1977. С. 3-36.
- Гарутт В.Е. Происхождение слонов Elephantidae и пути их филогении // Труды ЗИН АН СССР. Т. 149, 1986. С. 15-32.
- Гарутт В.Е., Форонова И.В. Исследование зубов вымерших слонов. Методические рекомендации. Новосибирск, 1976. 36 с.
- Горлова Р.Н. Растительные макроостатки, обнаруженные в желудочно-кишечном тракте юрибейского мамонта. // Юрибейский мамонт. М.: Наука. 1982. С. 37-43.
- Дуброво И.А. Древние слоны СССР // Труды ПИН АН СССР. Т. 85. Вып. 1, 1960. 78 с.
- Дуброво И.А. Происхождение и прохождение палеолоксодонтных слонов. // Изв. АН СССР. сер. геол. N 5, 1976. С. 143-146.
- Дуброво И.А. Систематика и значение для стратиграфии рода *Archidiskodon* (Mammalia, Proboscidea) // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. Т. 65. Вып. 3, 1990. С. 75-81.
- Дуброво И.А. Стратиграфическое значение ископаемых Elephantinae и граница между неогеновой и четвертичной системами // Изв. АН СССР, сер. Географ. № 10, 1991. С. 9-17.

- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Истема млекопитающих и их историческая зоогеография // Териология. М.: Наука. 1991. С. 123-164.
- Кузьмин Я.В., Орлова В.А., Зольников И.Д., Игольников Д.А. Динамика популяции мамонта (*Mammuthus primigenius* Blum.) в Северной Азии в позднем плейстоцене и голоцене (по радиоуглеродным данным) // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС. 2001. С.128-138.
- Никитин В. П. Остатки растений из кишечника мамонтенка // Магаданский мамонтонок *Mammuthus primigenius* (Blumenbach). Ред. Н.К.Верещагин, В.М. Михельсон. Ленинград: Наука. 1981. С. 242-246.
- Раутиан Г.С., Дуброво И.А. Исследование ДНК мамонта // Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС. 2001. С.112-123.
- Симпсон Дж.Г. Великолепная изоляция: история млекопитающих Южной Америки. М.: Мир. 1983. 256 с.
- Сукачев В.Н. Исследование растительных остатков из пищи мамонта, найденного на р. Березовке Якутской области // В кн.: Науч. результаты экспедиции, снаряженной Императорской Академией наук для раскопки мамонта, найденного на р. Березовке в 1901 г. Пг., 1914, с. 1-18.
- Сулержицкий Л.Д. Черты радиоуглеродной хронологии мамонтов Сибири и севера Восточной Европы (как субстрат для расселения человека) // Человек заселяет планету Земля. Глобальное расселение гомиид. М.: Институт географии РАН. 1997. С. 184-200.
- Gavrilov A. V., Romanovskii N. N., Hubberten H.-W., Romanovskii V. E. Distribution of islands – ice complex remnants on the East Siberian Arctic shelf // Криосфера Земли, 2003, т. VII, № 1, p. 18-32
- Guenther E.W. Elefantenbackenzähne aus den Mosbacher Sanden. I. // Mz. Naturw. Arch.1968. J.-g. 7. S. 5-73.
- Guenther E.W. Die Backenzähne der Elefanten von Ehringsdorf bei Weimar // Paläont. Abb. des Zentralen Geologischen Instituts. 1968. H. 23. S. 399-452.
- Guenther E.W. Elefantenbackenzähne aus den Mosbacher Sanden. II. // Mz. Naturw. Arch.1969. J.-g. 8. S. 77-89.
- Guenther E.W. Die Elefantenmolaren aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar // Paläont. Abb., A. 1969. Bd. III, H. 3/4. S. 711-734.
- Guenther E.W. Die Elefantenmolaren aus den Travertinen von Burgtonnain Thüringen // Quartärpaläontologie. 1978. Bd. 3. S. 139-150.
- Guenther E.W. Funde von Archidiskodon meridionalis und von Trogöntherium cuvieri aus den interglazialen Tegelen-Schichten // Quartärpaläontologie. 1986. Bd. 6. S. 53-65.
- Mahboubi M., Ameer R., Crochet J.Y., Jaeger J.J. Earliest known proboscidean from early Eocene of north-west Africa // Nature.1984. V. 308, № 5959. P. 543-544.
- Müller A.H. Lehrbuch der Paläozoologie. Jena: Gustav Fischer Verlag. 1989. Bd. III, Teil 3. 854 S.
- Nehring A. 1890. Über Tundren und Steppen der Jetzt- und Verzeit. Berlin. 146 S.
- Osborn G.F. Proboscidea. New York: American Mus. Press. 1936. V. I. 802 p.
- Osborn G.F. Proboscidea. New York: American Mus. Press. 1942 V. II. P. 805-1675.
- Pavlow M. Les mastodontes de la Russie et leurs rapports avec les Mastodontes des autres pays // Mem. Acad. Imp. Sci. St-Petersb. 1894. T. I. № 3. P. 1-43.
- Pavlow M. Les elephants fossiles de la Russie // Nouv. mem. Soc. Natur. Moscou, 1910. T. XVII. Hv. 2. P. 1-56.
- Pavlow M. Mammiferes tertiaires de la Nouvelle Russie // Nouv. mem. Soc. d. Nat. de Moscou. 1914. T. XVII. liv. 4. P. 1-78.
- Pavlow M. Les restes des ossements des mastodontes provenant de l'ancien gouvernement de Kher-son // Trav. Inst. Paleo-zool. Acad. Sc. URSS. 1931. T. I. P. 67-79.
- Sinturet J.-M. A propose de Deinotherium du Miocene d'Europe // Miner. Et fossil. 1986. T. 11, № 136. P. 9-14
- Sulerzhitsky L.D., Romanenko F.A. The «Twilight» of the Mammoth fauna in the Asiatic Arctic // AMBIO The Journal of the human environment. 1999. V. XXVIII, № 3. P. 251-255.
- Tassy P. The classification of Proboscidea: how many cladistic classification? // Cladistics. 1988. V. 4, № 1. P. 43-57.
- Tobien H. Anancus arvernensis (CROIZET & JOBERT) und Mammut borsoni (HAYS) (Proboscidea, Mamm.) aus den pleistozänen Mosbacher Sanden bei Wiesbaden (Hessen) // Mz. naturwiss. Arch. 1968. Bd. 7, S. 35-54.
- Tobien H. Moeritherium, Palaeomastodon, Phiomia aus dem Paläogen Nordafrikas und die Abstammung der Mastodonten // Mitt. geol. Inst. techn. Univ. Hannover. 1971. Bd. 10, S. 141-163.
- Tobien H. Status of the Genus Serridentomus OSBORN 1923 (Proboscidea, Mammalia) and Related Forms // Mainzer geowiss. Mitt., I. 1972. P. 143-191.
- Tobien H. On the Evolution of Mastodonts (Proboscidea, Mammalia). Part I: The bunodont trilophodont Groups // Notizbl. hess. Landesamt Bodenforsch. 1973. Bd. 101. P. 202-276.
- Tobien H. The Structure of the Mastodont Molar (Proboscidea, Mammalia): Part I: The Bunodont Pattern // Mainzer geowiss. Mitt. 1973. Bd. 2. S. 115-147.

- Tobien H. The Structure of the Mastodont Molar (Proboscidea, Mammalia): Part 2.
- Tobien H. The Zygodont and Zygobunodont Patterns // Mainzer geowiss. Mitt. 1975. V. 4. S. 195-233, 32 Abb., Mainz.
- Tobien H. Zur paläontologischen Geschichte der Mastodonten (Proboscidea, Mammalia) // Mainzer geowiss. Mitt. 1976. Bd. 5. P. 143-225.
- Traite paleontologie. Ed. J. Piveteau. Paris: Masson et Co. 1958. V. VI. 961 p.
- Vörös I. Prodeinotherium petenyii sp. n. from the Lower Miocene at Putnok (North Hungary) // Fragmenta Mineralogica et Palaeontologica. 1989. V. 14. P. 101-119.
- Weber M. Die Säugetiere. Jena: Gustav Fischer Verlag. 1928. Bd. II. 898 S.

Order Proboscidea: Historical Records

A.K. Agadjanian

Proboscideans composed a significant component of biological resources in the low and middle latitudes and an important role in the formation of landscapes of the Earth, since the middle of the Cenozoic. The basic stages in the historical development of taxonomic diversity of proboscideans are reconstructed on the basis of previously published and new data. The reasons for a sharp decrease in the number of these animals at the Pleistocene/Holocene boundary are discussed.