

# Эволюция биосферы

А.В. Лопатин  
МГУ, 2020

**Лекция 1. Введение в проблему. Происхождение жизни.**

**Лекция 2. Появление и становление жизни на Земле.**

**Лекция 3. Древнейшие этапы эволюции биосферы.**

**Лекция 4. Становление основных групп организмов в палеозое.**

**Лекция 5. Завоевание и освоение суши в палеозое.**

**Лекция 6. Мезозой: эволюционные успехи рептилий.**

**Лекция 7. Происхождение и ранняя радиация млекопитающих.**

**Лекция 8. Меловая перестройка биоты.**

**Лекция 9. Происхождение современных отрядов плацентарных млекопитающих.**

**Лекция 10. Фоссилии и молекулы: противоречия эволюционной систематики млекопитающих.**

**Лекция 11. Формирование современной биоты и ее биогеографических особенностей.**

**Лекция 12. Современные представления об антропогенезе.**

# **Лекция 11. Формирование современной биоты и ее биогеографических особенностей.**

**Вопрос:**

**(В23) Формирование современной биоты и ее биогеографических особенностей.**

**Зоогеографическое районирование** – разделение (на основании данных о закономерностях распространения животных) территорий и акваторий на зоогеографические регионы: царства, области, подобласти, провинции и т.д.

Зоогеографические регионы различаются рангом и степенью эндемизма, а также особенностями истории развития их фаун. Для царств характерны эндемизм отрядов и очень большой процент эндемичных форм; для областей – эндемизм семейств, для подобластей – родов, для провинций – наличие эндемичных видов.

Традиционное деление (Wallace, 1876) включает шесть зоогеографических областей:

**Австралийская область** (Австралия и острова Тихого океана),

**Неотропическая область** (Южная и Центральная Америка),

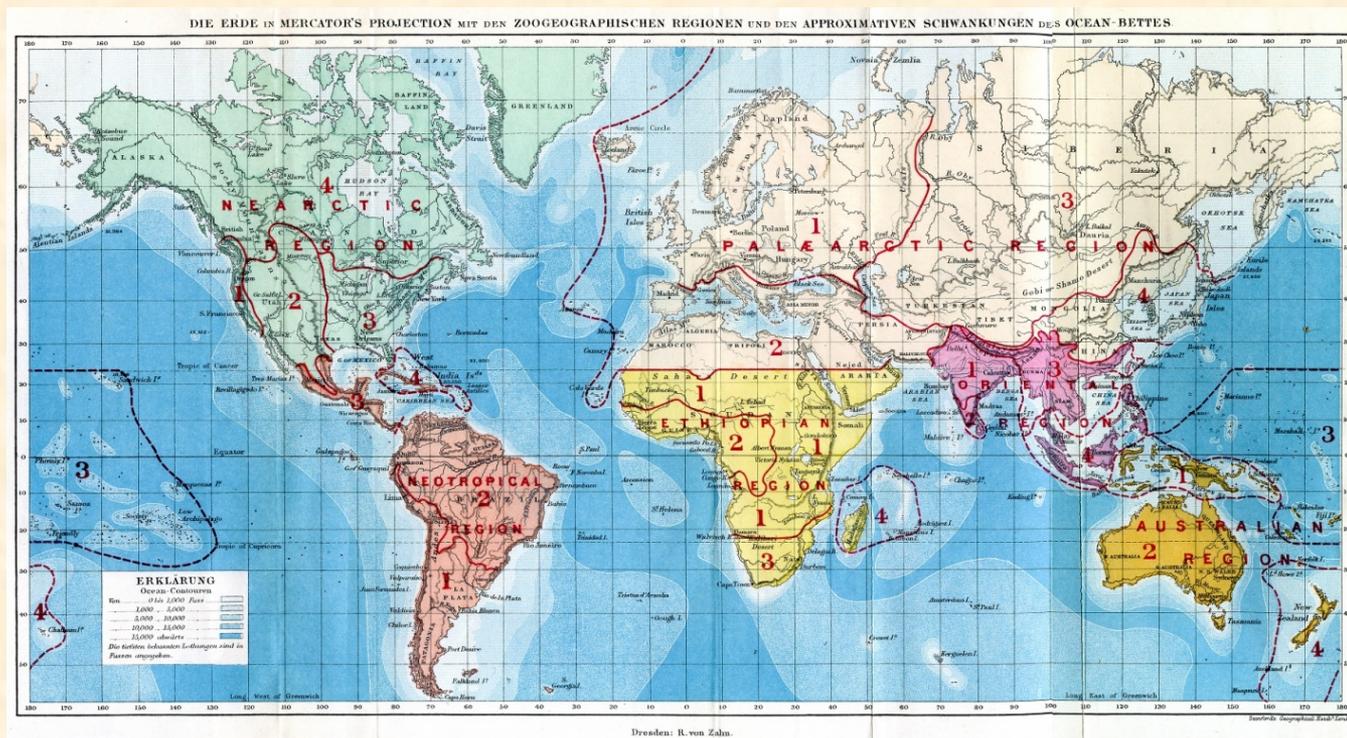
**Эфиопская область** (Африка к югу от Сахары и Мадагаскар),

**Индо-Малайская, или Восточная, область** (Индостан, Индокитай, Малайский архипелаг),

**Антарктическая область** (Антарктида и близлежащие острова),

**Голарктическая область**, которая делится на **Неарктическую подобласть** (Северная Америка) и

**Палеарктическую подобласть** (Азия, кроме территории, занятой Индо-Малайской областью, Европа и Северная Африка с Сахарой).



Недавно предложена (Holt et al., 2013) новая схема, основанная на анализе распространения 21037 видов наземных позвоночных (амфибий, птиц, млекопитающих). Она включает 20 зоогеографических областей, объединяемых в 11 зоогеографических царств (без учета Антарктиды): **Австралийское царство** (Австралия и Новая Зеландия), **Океанийское царство** (острова Тихого океана), **Неотропическое царство** (Южная Америка), **Панамское царство** (Центральная Америка и острова Карибского бассейна), **Афротропическое царство** (Африка к югу от Сахары), **Мадагаскарское царство** (остров Мадагаскар), **Сахаро-Аравийское царство** (Северная Африка с Сахарой и Аравийский полуостров), **Восточное царство** (Индостан, Индокитай, Малайский архипелаг), **Сино-Японское царство** (Китай и Япония), **Неарктическое царство** (Северная Америка) и **Палеарктическое царство** (Евразия, кроме территории, занятой другими царствами).

<https://mappingignorance.org/2013/03/04/ever-since-wallace/>

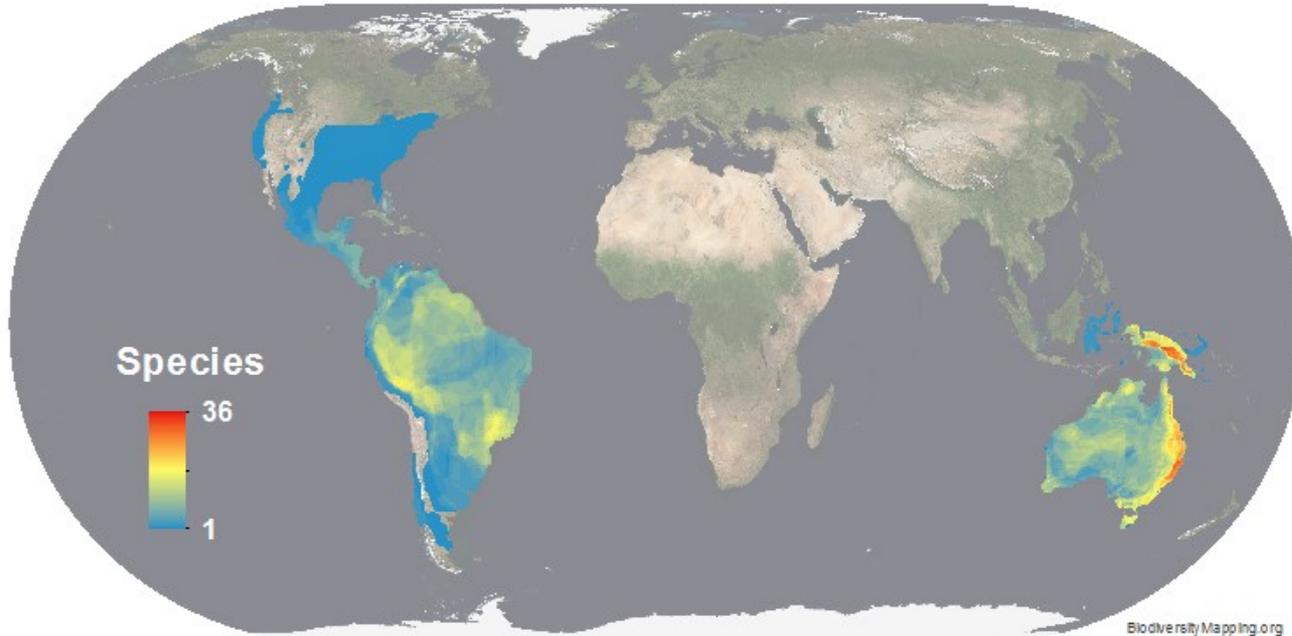
Holt B.H. et al. 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the World. Science. 339 (6115): 74–78online 20.12.2012 (10.1126/science.1228282).



<http://macroecology.ku.dk/resources/wallace/>

# Marsupials

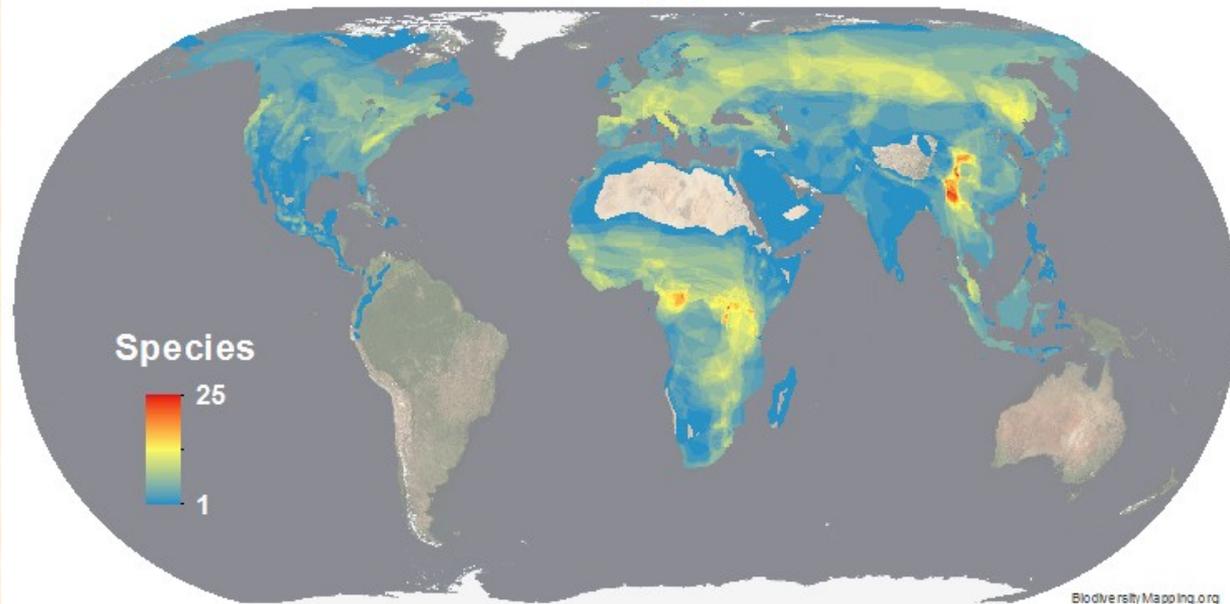
<http://biodiversitymapping.org/wordpress/index.php/mammals/>



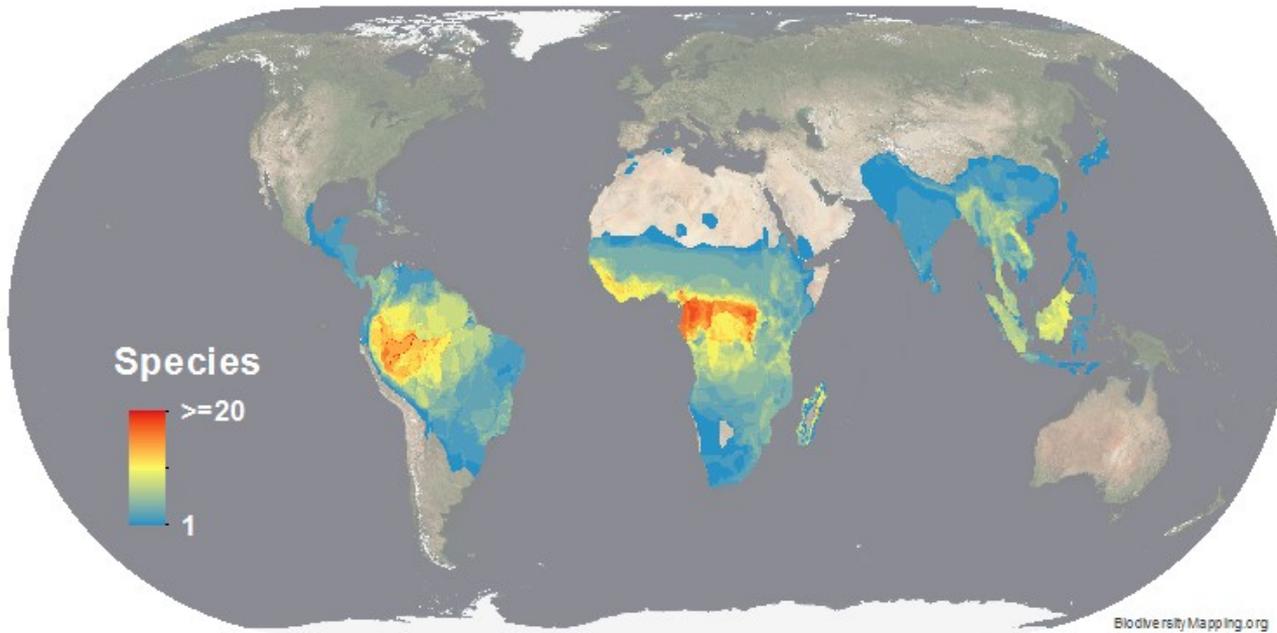
Современное видовое разнообразие избранных групп млекопитающих: **сумчатых** (вверху) и **насекомоядных** (справа).

Цвет отражает обилие видов на конкретной территории: синий, голубой, зеленый – от одного до 10 видов, желтый, оранжевый, красный – от более 10 до 25 (насекомоядные) и от 15 до 36 (сумчатые).

# Eulipotyphla



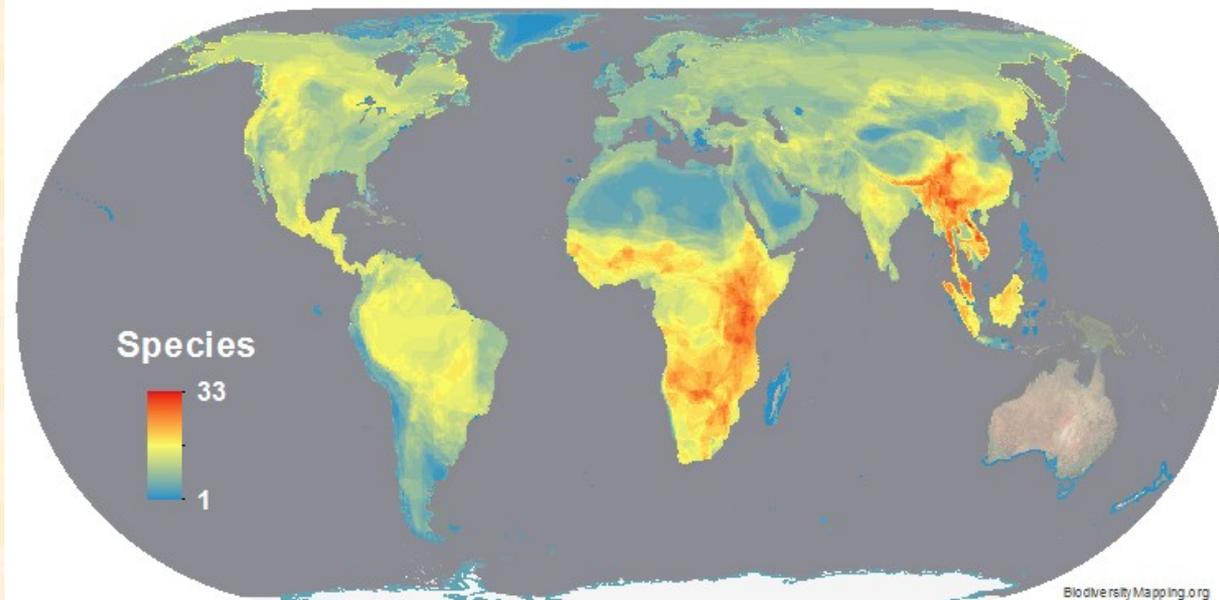
# Primates



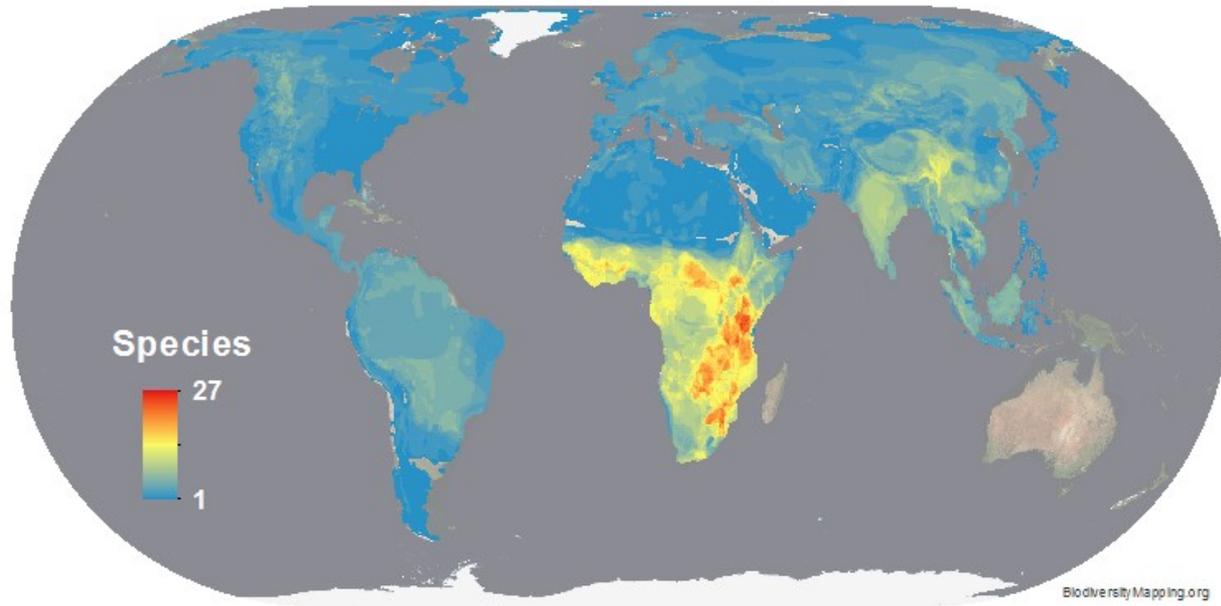
<http://biodiversitymapping.org/wordpress/index.php/mammals/>

Современное видовое разнообразие избранных групп млекопитающих: **приматов** (вверху, не считая человека) и **хищных** (справа). Цвет отражает обилие видов на конкретной территории: синий, голубой, зеленый – от одного до 10 видов, желтый, оранжевый, красный – от более 10 до 20 (приматы) и от 15 до 33 (хищные).

# Carnivora



# Cetartiodactyla



<http://biodiversitymapping.org/wordpress/index.php/mammals/>

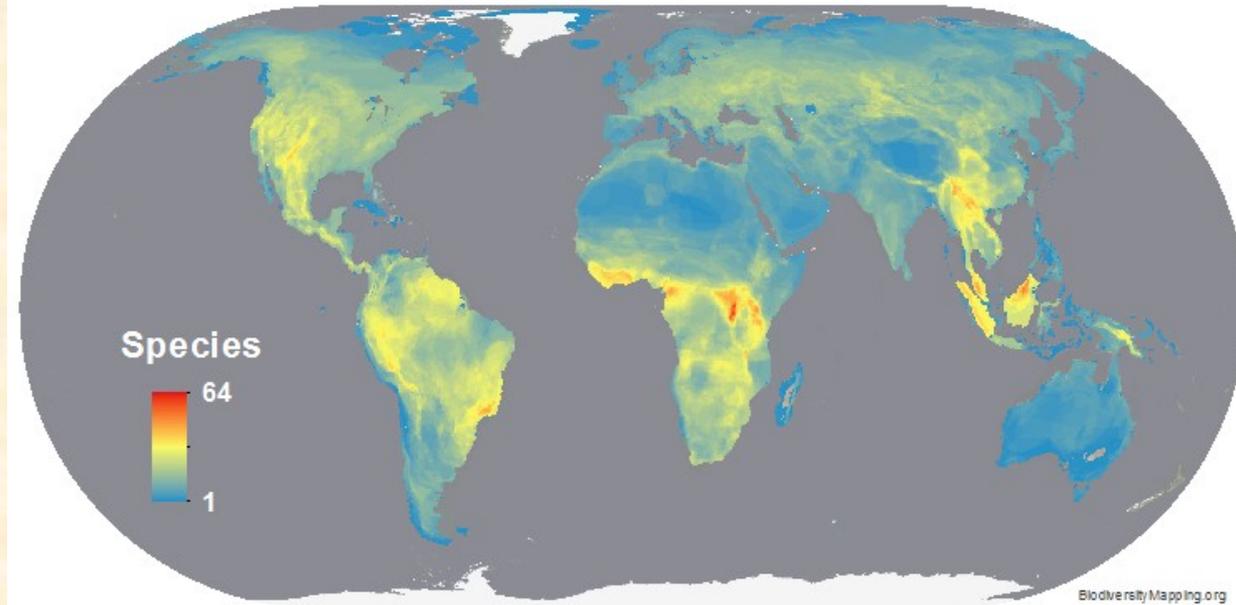
Далее обратимся к особенностями истории развития фаун главных зоогеографических регионов.

Современное видовое разнообразие избранных групп млекопитающих:

**парнокопытных** (вверху) и **грызунов** (справа).

Цвет отражает обилие видов на конкретной территории: синий, голубой, зеленый – от одного до 10 видов, желтый, оранжевый, красный – от 15 до 27 (парнокопытные) и от 30 до 64 (хищные).

# Rodentia



## Темы:

- Фауны палеогена Северного полушария.
- Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена Южного полушария: южноамериканская (сумчатые, неполнозубые, южные копытные, затем также кавиоморфные грызуны и широконосые обезьяны), африканская (хоботные, даманы и др.), мадагаскарская (лемуры, тенреки и др.), австралийская (однопроходные, сумчатые).
- Данные по Антарктиде и Индии.
- Миграции неогена: фаунистические обмены между Африкой и Евразией, Евразией и Северной Америкой в миоцене, Северной Америкой и Южной Америкой в плиоцене.
- Четвертичный период.

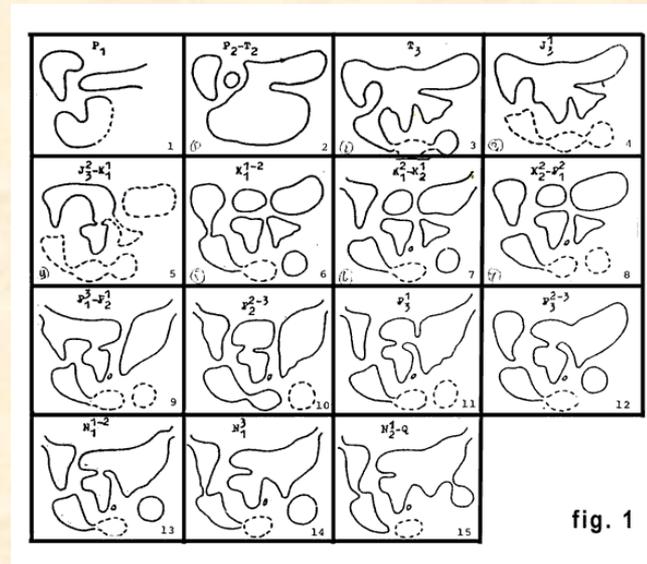
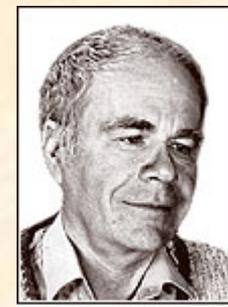
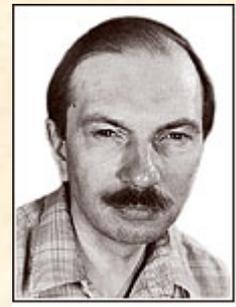


fig. 1

# Историческая зоогеография наземных тетрапод



Николай  
Николаевич  
Каландадзе,  
1939–2015



Александр  
Сергеевич  
Раутиан

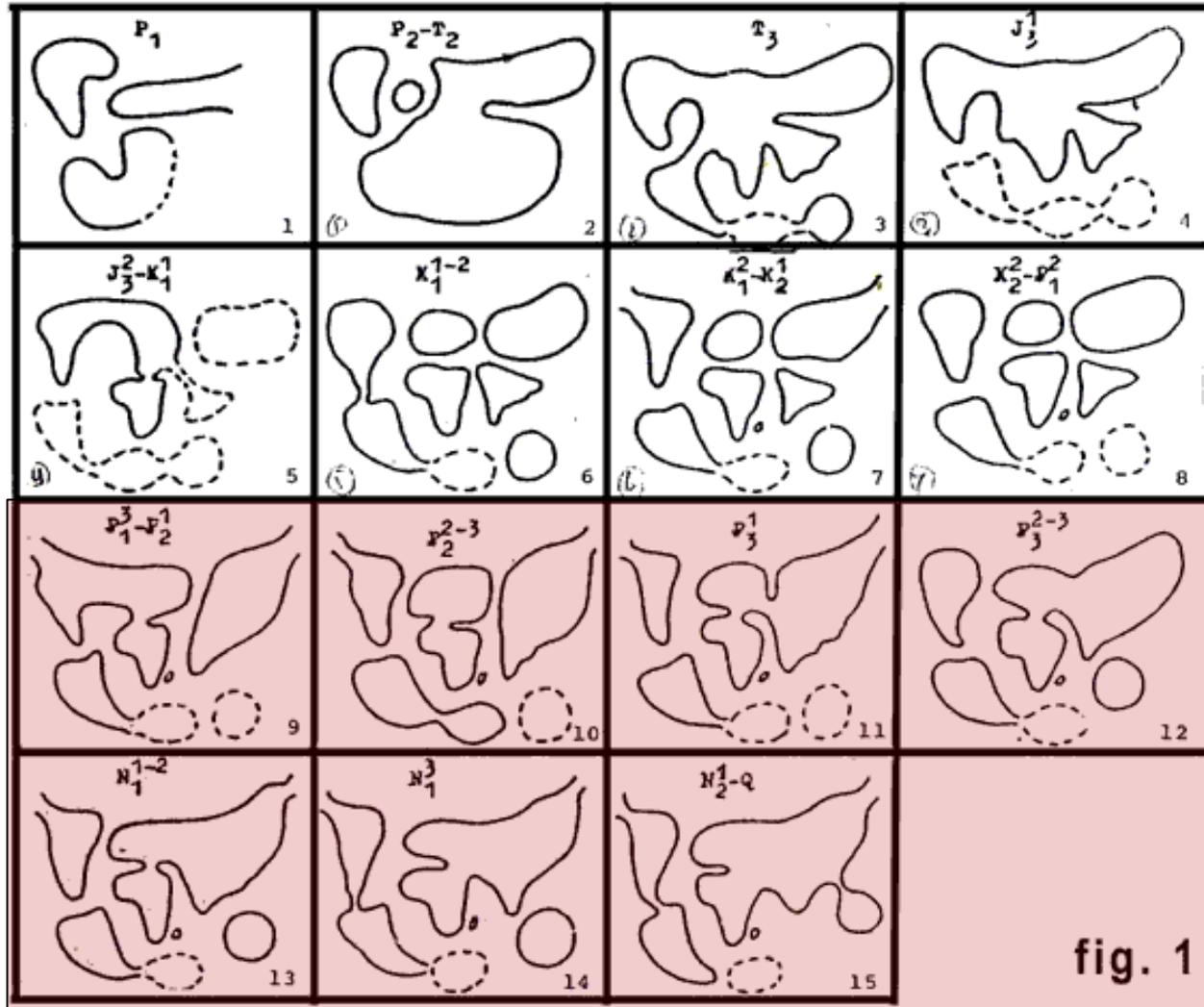


fig. 1

Данные о географическом и стратиграфическом распространении семейств и родов наземных тетрапод (не морских и не летающих) позволили получить серию зоогеографических реконструкций. Два главных принципа: (1) если таксон, указывающий на прямую связь между двумя фаунами, встречается в обеих этих фаунах в предшествующее время и эта связь может быть объяснена присутствием этого таксона в предшествующее время, он исключается из рассмотрения зоогеографии данного времени; (2) если прямая связь между фаунами двух регионов является слабой и может быть полностью сведена к связям с третьей фауной (или несколькими фаунами), такая связь полагается фальшивой.

- Представленные в Австралии однопроходные *Prototheria* и сумчатые *Metatheria* должны были проникнуть в Южную Америку не позднее средней юры. {\*Альтернатива: связи до раннего эоцена; А.В. Лопатин, А.В.Л.}.

- Австралийские млекопитающие могли проникнуть в Австралию только из Южной Америки через Антарктиду до поздней юры. Следовательно, сумчатые должны были достичь Австралии до конца юры. {\*Альтернатива: связи до раннего эоцена; А.В.Л.}.

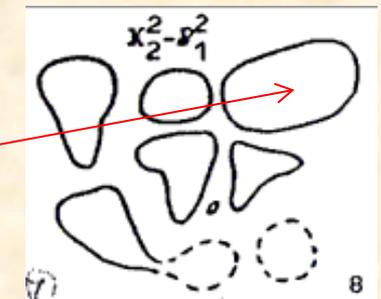
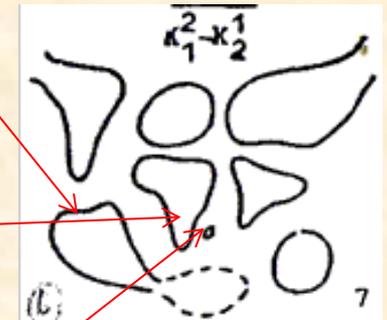
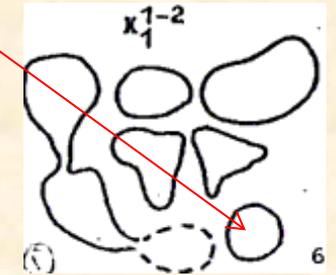
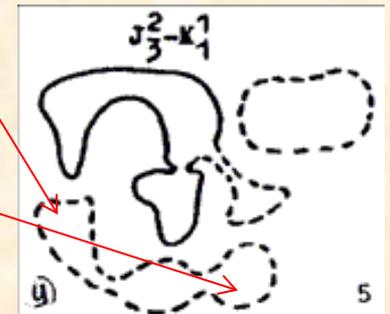
- Так как Австралия была изолирована от Южной Америки с Антарктидой после раннего мела, *Prototheria* и *Metatheria* должны были существовать в Австралии, Южной Америке и Антарктиде до этого времени. {\*Альтернатива: связи до раннего эоцена; А.В.Л.}.

- Южная Америка была изолирована от Северной Америки с конца раннего мела до среднего миоцена. Это значит, что все таксоны, известные из Южной Америки и всех других территорий в течение всего времени изоляции, должны быть, по крайней мере, раннемелового возраста [сумчатые *Alphadon*; *Didelphini*; *Glasbiinae*; *Pediomyiinae*; пантодонты *Pantolambdinae*; приматы; грызуны *Caviomorpha*; муравьеды *Murgmescophagidae*; ленивцы; кондилартры *Mioclaeninae*, *Periptychidae*; *Notoungulata*]. {\*\*Альтернатива: связь до начала палеоцена; для приматов *Platyrrhina* и грызунов *Caviomorpha*: рафтинг из Африки в позднем эоцене; А.В.Л.}.

- Северная Америка была изолирована в позднем мелу. Лемуры есть на Мадагаскаре; следовательно, они должны были существовать и в Африке. *Primates*, таким образом, должны были существовать в раннем мелу в Африке, Европе и Северной Америке. {\*\*Альтернатива: связь до начала палеоцена; А.В.Л.}.

- Мадагаскар был изолирован от Африки по крайней мере в мелу. Следовательно, все млекопитающие, известные с Мадагаскара и из Африки, должны были существовать по крайней мере с мела [тенреки; виверровые; лемуры; хомяки *Cricetidae*]. {\*\*\*Альтернатива: рафтинг из Африки в эоцене, олигоцене, миоцене, плейстоцене: А.В.Л.}.

- Со второй половины позднего мела до среднего палеоцена Азия была изолирована от Северной Америки. Значит, все общие таксоны, известные в это время, должны быть на обоих континентах не позднее, чем начало позднего мела [пантодонты *Coryphodontidae*; кондилартры *Huorsodontidae*; *Periptychidae*; *Mesonychidae*]. {\*\*\*\*Альтернатива: связь до палеогена; А.В.Л.}.



## Время появления в палеонтологической летописи современных отрядов плацентарных

<p style="text-align: center;">поздний мел (&gt; 66 млн. л.н.)</p>	<p style="text-align: center;">палеоцен (~ 65–56 млн. л.н.)</p>	<p style="text-align: center;">эоцен (~ 56–34 млн. л.н.)</p>	<p style="text-align: center;">олигоцен (~ 34–23 млн. л.н.)</p>	<p style="text-align: center;">миоцен (&lt; 23 млн. л.н.)</p>
	<p>CINGULATA </p>	<p>PILOSA</p>		
	<p>DERMOPTERA             PRIMATES             RODENTIA </p>	<p>SCANDENTIA             LAGOMORPHA </p>		
<p>LIPOTHYPHLA </p> <p style="text-align: center;">?</p> <p style="text-align: center;">?</p>	<p>ARTIODACTYLA </p> <p>CARNIVORA </p>	<p>CHIROPTERA             PERISSODACTYLA             CETACEA             PHOLIDOTA </p>		
	<p>PROBOSCIDEA </p>	<p>SIRENIA             HYRACOIDEA             MACROSCELIDEA </p>		<p>TUBULIDENTATA </p>

# INTERNATIONAL CHRONOSTRATIGRAPHIC CHART

www.stratigraphy.org

International Commission on Stratigraphy

v 2017/02



Eonothem / Eon	Erathem / Era	System / Epoch	Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma)		
Phanerozoic	Cenozoic	Quaternary	Holocene			present		
				Upper		0.0117		
				Middle		0.126		
		Pleistocene					0.781	
				Calabrian			1.80	
				Gelasian			2.58	
		Pliocene					3.600	
				Piacenzian			5.333	
		Neogene	Miocene				7.246	
					Messinian		11.63	
	Paleogene	Oligocene				13.82		
				Serravallian		15.97		
				Langhian		20.44		
		Eocene					23.03	
				Chatthian			27.82	
		Paleocene					33.9	
				Rupelian			37.8	
				Priabonian			41.2	
				Bartonian			47.8	
				Lutetian			56.0	
	Mesozoic	Cretaceous	Upper				59.2	
					Thanetian		61.6	
			Lower					66.0
					Danian			72.1 ± 0.2
					Maastrichtian			83.6 ± 0.2
Paleozoic		Permian	Upper				86.3 ± 0.5	
					Santonian		89.8 ± 0.3	
			Lower					93.9
					Turonian			100.5
					Cenomanian			~ 113.0
Triassic	Upper				~ 125.0			
			Barremian		~ 129.4			
	Lower					~ 132.9		
			Hauterivian			~ 139.8		
			Valanginian			~ 145.0		

Eonothem / Eon	Erathem / Era	System / Epoch	Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma)			
Phanerozoic	Mesozoic	Jurassic	Upper			~ 145.0			
					Tithonian		152.1 ± 0.9		
			Middle					157.3 ± 1.0	
					Kimmeridgian			163.5 ± 1.0	
					Oxfordian			166.1 ± 1.2	
			Lower					168.3 ± 1.3	
					Bathonian			170.3 ± 1.4	
			Paleozoic	Permian	Upper				174.1 ± 1.0
							Bajocian		
					Middle				
		Aalenian						182.7 ± 0.7	
		Toarcian						190.8 ± 1.0	
	Triassic	Upper					199.3 ± 0.3		
					Pliensbachian			201.3 ± 0.2	
		Lower						~ 208.5	
					Sinemurian			~ 208.5	
					Hettangian			~ 208.5	
	Paleozoic	Permian	Upper				~ 227		
					Rhaetian			~ 227	
			Middle					~ 237	
					Norian			~ 237	
					Carnian			~ 242	
		Lower					~ 242		
				Ladinian			~ 242		
				Anisian			247.2		
			Olenekian			251.2			
			Induan			251.902 ± 0.024			
Paleozoic	Permian	Upper				254.14 ± 0.07			
				Changhsingian			254.14 ± 0.07		
		Lower					259.1 ± 0.5		
				Lopingian			259.1 ± 0.5		
				Wuchiapingian			259.1 ± 0.5		
	Carboniferous	Upper				265.1 ± 0.4			
				Capitanian			265.1 ± 0.4		
		Lower					268.8 ± 0.5		
				Guadalupian			268.8 ± 0.5		
				Roadian			272.95 ± 0.11		
Paleozoic	Permian	Upper				283.5 ± 0.6			
				Kungurian			283.5 ± 0.6		
		Lower					290.1 ± 0.26		
				Cisuralian			290.1 ± 0.26		
				Artinskian			295.0 ± 0.18		
	Carboniferous	Upper				298.9 ± 0.15			
				Sakmarian			298.9 ± 0.15		
		Lower					303.7 ± 0.1		
				Asselian			303.7 ± 0.1		
				Gzhelian			307.0 ± 0.1		
Paleozoic	Carboniferous	Upper				315.2 ± 0.2			
				Kasimovian			315.2 ± 0.2		
		Lower					323.2 ± 0.4		
				Moscovian			323.2 ± 0.4		
				Bashkirian			330.9 ± 0.2		
	Mississippian	Upper				330.9 ± 0.2			
				Serpukhovian			330.9 ± 0.2		
		Lower					346.7 ± 0.4		
				Visean			346.7 ± 0.4		
				Tournaisian			358.9 ± 0.4		

Eonothem / Eon	Erathem / Era	System / Epoch	Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma)		
Phanerozoic	Paleozoic	Ordovician	Upper			372.2 ± 1.6		
					Famennian		372.2 ± 1.6	
			Middle					382.7 ± 1.6
					Frasnian			382.7 ± 1.6
					Givetian			387.7 ± 0.8
		Lower					393.3 ± 1.2	
				Eifelian			393.3 ± 1.2	
				Emsian			407.6 ± 2.6	
				Pragian			410.8 ± 2.8	
				Lochkovian			419.2 ± 3.2	
	Silurian	Upper				423.0 ± 2.3		
				Pridoli			423.0 ± 2.3	
				Ludlow			425.6 ± 0.9	
				Ludfordian			427.4 ± 0.5	
				Gorstian			430.5 ± 0.7	
		Middle					433.4 ± 0.8	
				Wenlock			433.4 ± 0.8	
				Homerian			433.4 ± 0.8	
				Sheinwoodian			433.4 ± 0.8	
				Telychian			438.5 ± 1.1	
	Paleozoic	Devonian	Upper				440.8 ± 1.2	
					Aeronian			440.8 ± 1.2
			Middle					443.8 ± 1.5
					Rhuddanian			443.8 ± 1.5
					Hirnantian			445.2 ± 1.4
Lower						453.0 ± 0.7		
			Katian			453.0 ± 0.7		
			Sandbian			458.4 ± 0.9		
			Darriwilian			458.4 ± 0.9		
			Dapingian			467.3 ± 1.1		
Paleozoic	Ordovician	Upper				470.0 ± 1.4		
				Floian			470.0 ± 1.4	
		Middle					477.7 ± 1.4	
				Tremadocian			477.7 ± 1.4	
				Stage 10			485.4 ± 1.9	
	Cambrian	Series 3				~ 489.5		
				Furongian			~ 489.5	
		Lower					~ 494	
				Jiangshanian			~ 494	
				Paibian			~ 497	
Paleozoic	Cambrian	Series 3				~ 500.5		
				Guzhangian			~ 500.5	
		Lower					~ 504.5	
				Drumian			~ 504.5	
				Stage 5			~ 509	
	Terreneuvian	Series 2				~ 514		
				Stage 4			~ 514	
		Lower					~ 521	
				Stage 3			~ 521	
				Stage 2			~ 529	
Paleozoic	Cambrian	Series 2				~ 529		
				Stage 2			~ 529	
		Lower					~ 529	
				Fortunian			~ 529	
				Stage 1			~ 529	

Eonothem / Eon	Erathem / Era	System / Epoch	Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma)	
Proterozoic	Neoproterozoic	Upper				541.0 ± 1.0	
				Ediacaran		~ 635	
		Middle					~ 720
				Cryogenian			~ 720
				Tonian			1000
	Mesoproterozoic	Upper				1200	
				Stenian			1200
		Lower					1400
				Ectasian			1400
				Calymmian			1600
	Paleoproterozoic	Upper				1800	
				Statherian			1800
		Lower					2050
				Orosirian			2050
				Rhyacian			2300
Archean	Neoarchean	Upper				2500	
				Siderian			2500
		Lower					2800
				Neoarchean			2800
				Mesoarchean			3200
	Paleoarchean	Upper				3600	
				Paleoarchean			3600
		Lower					4000
				Eoarchean			4000
				Hadean			~ 4600

Units of all ranks are in the process of being defined by Global Boundary Stratotype Section and Points (GSSP) for their lower boundaries, including those of the Archean and Proterozoic, long defined by Global Standard Stratigraphic Ages (GSSA). Charts and detailed information on ratified GSSPs are available at the website <http://www.stratigraphy.org>. The URL to this chart is found below.

Numerical ages are subject to revision and do not define units in the Phanerozoic and the Ediacaran; only GSSPs do. For boundaries in the Phanerozoic without ratified GSSPs or without constrained numerical ages, an approximate numerical age (~) is provided.

Numerical ages for all systems except Lower Pleistocene, Upper Paleogene, Cretaceous, Triassic, Permian and Precambrian are taken from 'A Geologic Time Scale 2012' by Gradstein et al. (2012); those for the Lower Pleistocene, Upper Paleogene, Cretaceous, Triassic, Permian and Precambrian were provided by the relevant ICS subcommittees.

Colouring follows the Commission for the Geological Map of the World (<http://www.ccgmg.org>)

Chart drafted by K.M. Cohen, D.A.T. Harper, P.L. Gibbard (c) International Commission on Stratigraphy, February 2017

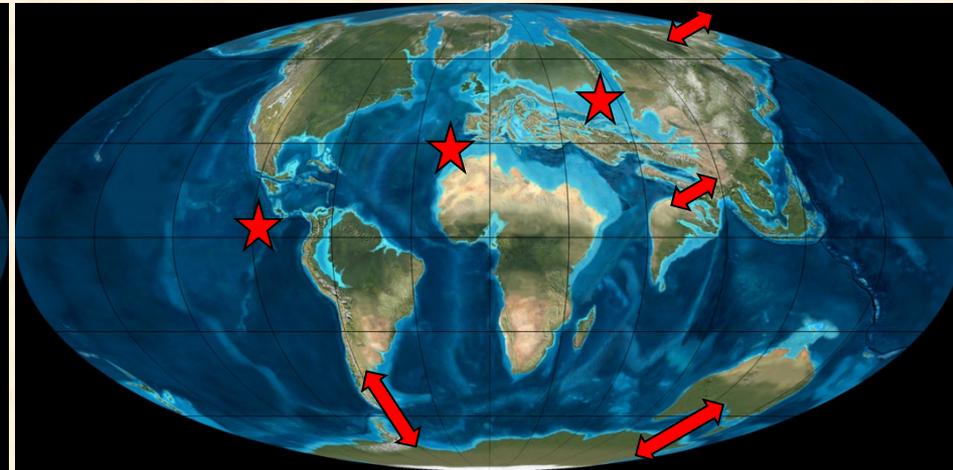
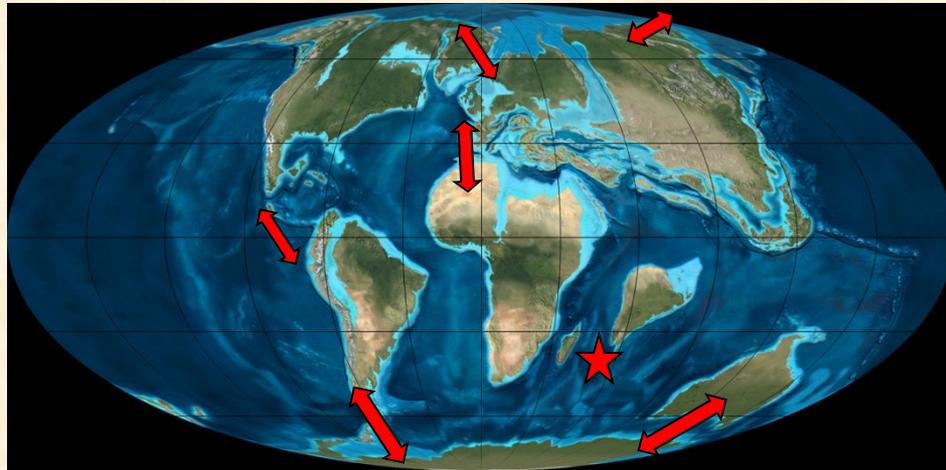
To cite: Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. (2013; updated) The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes 36: 199-204.

URL: <http://www.stratigraphy.org/ICSChart/ChronostratChart2017-02.pdf>



## Начало палеоцена, 65 млн. л.н.

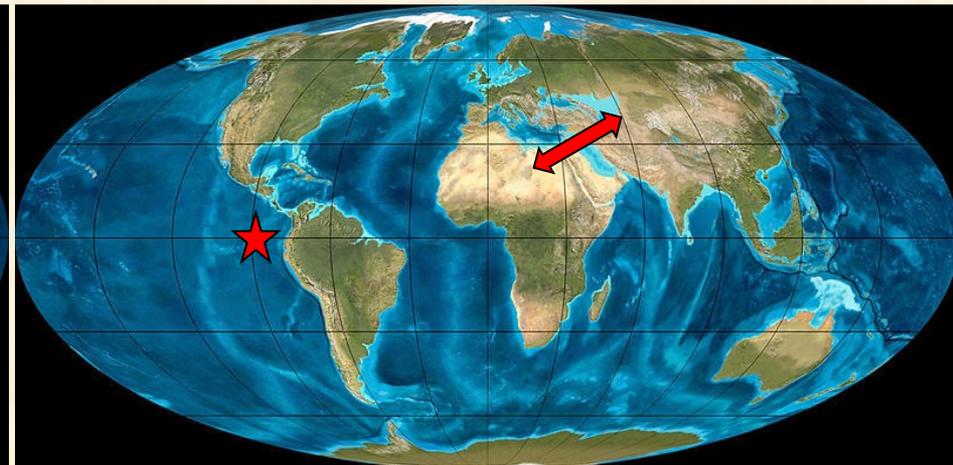
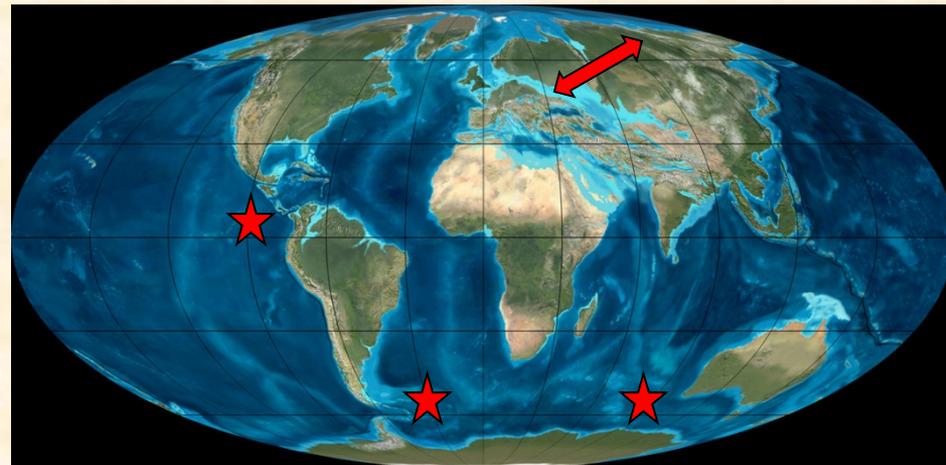
## Эоцен, 50 млн. л.н.



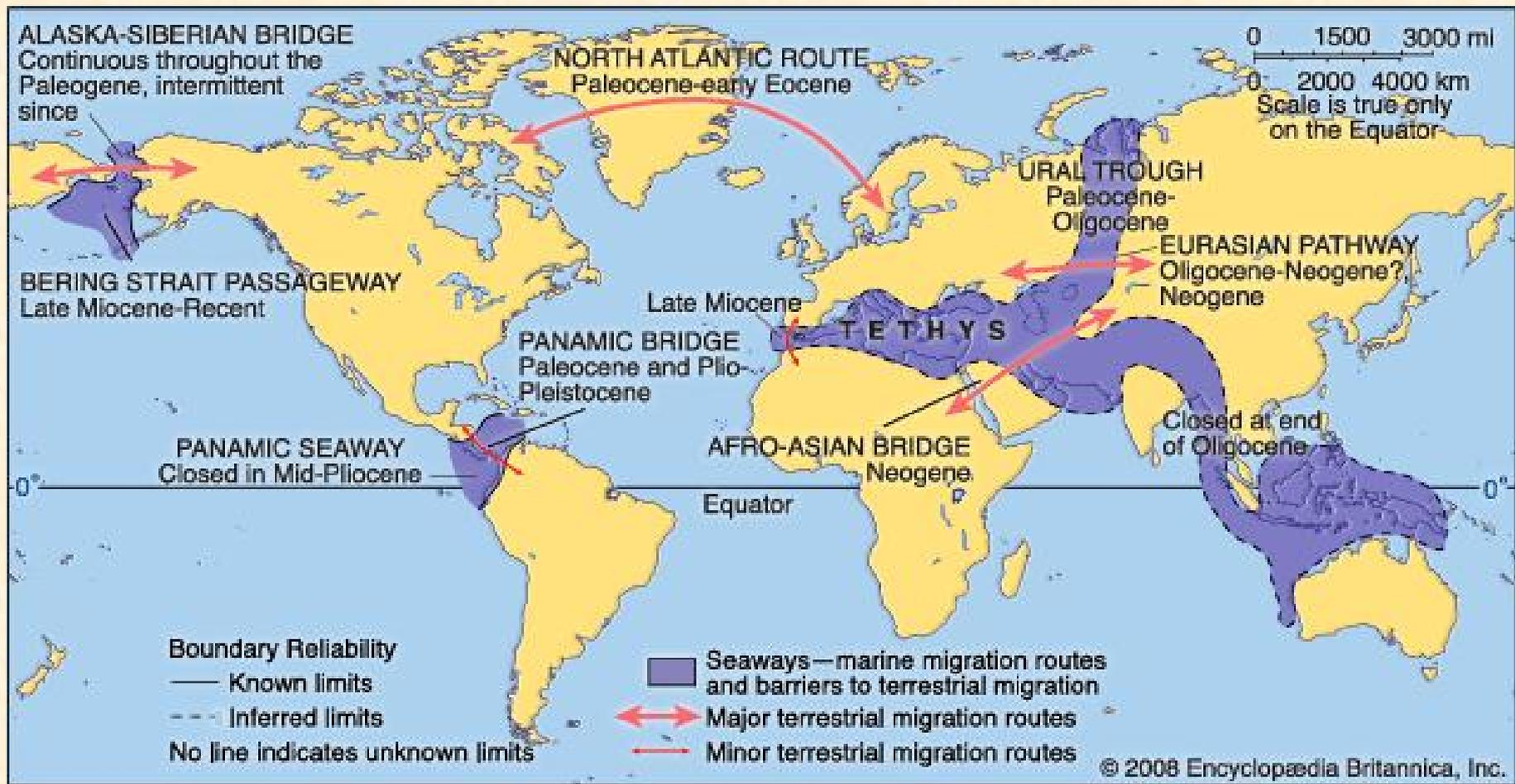
Двусторонними стрелками показаны межконтинентальные фаунистические связи и миграции (**начало палеоцена**: Северная Америка – Европа, Северная Америка – Азия, Северная Америка – Южная Америка, Южная Америка – Антарктида, Антарктида – Австралия, Европа – Африка; **эоцен**: Северная Америка – Азия, Южная Америка – Антарктида, Антарктида – Австралия, Индостан – Азия; **олигоцен**: Азия – Европа; **миоцен**: Африка – Евразия), звездами – прекращение контактов, полная изоляция (**начало палеоцена**: Индостан, Мадагаскар; **эоцен**: Европа, Африка; **олигоцен**: Австралия, Антарктида; **эоцен – миоцен**: Южная Америка)

## Олигоцен, 30 млн. л.н.

## Миоцен, 20 млн. л.н.



# Преграды и пути наземных фаунистических миграций



- Темно-синие области показывают морские преграды для наземных миграций: **Берингов пролив** (поздний миоцен – ныне), **море Тетис** (восточная часть закрылась в олигоцене), **Тургайский (Уральский) прогиб** (палеоцен – олигоцен), **Панамский пролив** (закрылся в середине плиоцена).

- Большими двусторонними стрелками показаны главные межконтинентальные пути миграции (наземные мосты):

**Берингийский (Аляскинско-Сибирский) мост** (палеоцен – миоцен, плейстоцен), **Североатлантический мост** (палеоцен – ранний эоцен), **Тургайский (Евразийский) мост** (олигоцен, неоген), **Афро-Азиатский мост** (неоген).

- Малыми стрелками отмечены малые межконтинентальные пути миграции: **Европейско-Африканский мост** (поздний миоцен) и **Панамский мост** (палеоцен, плио-плейстоцен).

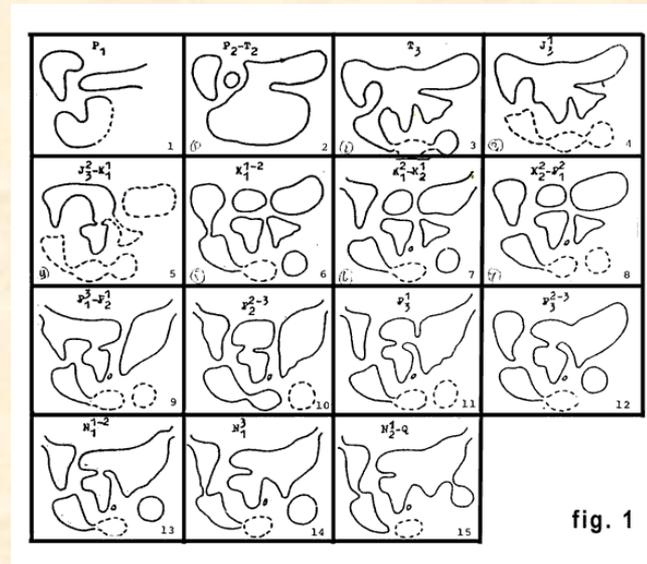


fig. 1

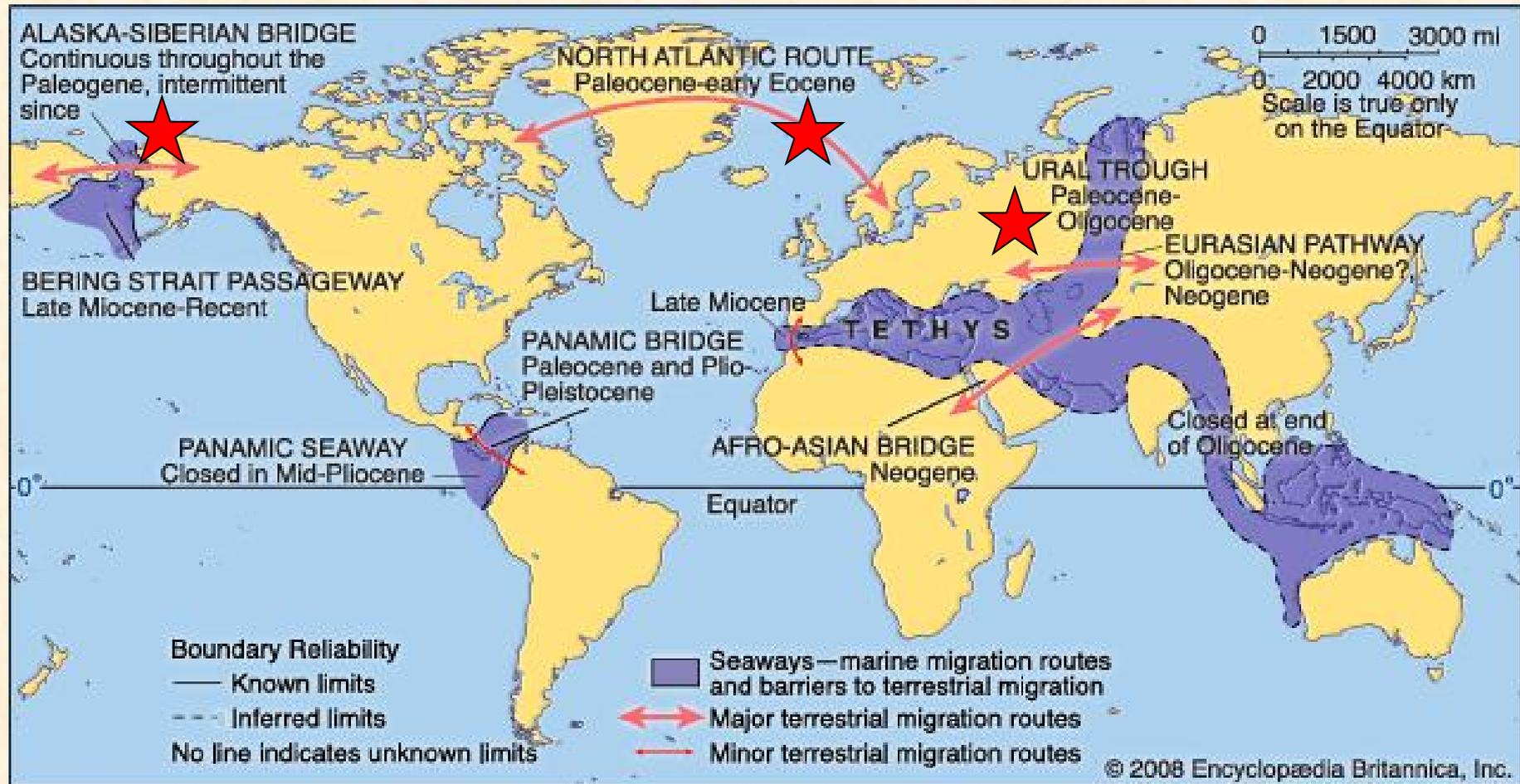
- Фауны палеогена Северного полушария.

- Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена Южного полушария: южноамериканская (сумчатые, неполнозубые, южные копытные, затем также кавиоморфные грызуны и широконосые обезьяны), африканская (хоботные, даманы и др.), мадагаскарская (лемуры, тенреки и др.), австралийская (однопроходные, сумчатые).

- Данные по Антарктиде и Индии.

- Миграции неогена: фаунистические обмены между Африкой и Евразией, Евразией и Северной Америкой в миоцене, Северной Америкой и Южной Америкой в плиоцене.

- Четвертичный период.



Звездами отмечены важные зоогеографические факторы: наличие **Берингийского** (Аляскинско-Сибирского) **моста** (фаунистическая связь Северной Америки с Азией), **Североатлантического моста** (фаунистическая связь Северной Америки с Европой) и **Тургайский** (Уральский) **прогиб** (изоляция Европы от Азии).

## Миграционные события в палеоцене Северного полушария

De Bast, Smith, 2017

61.6 млн. л.н.

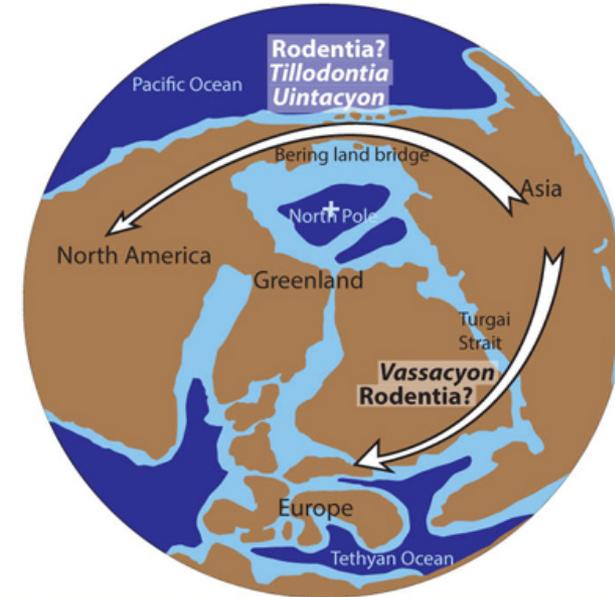
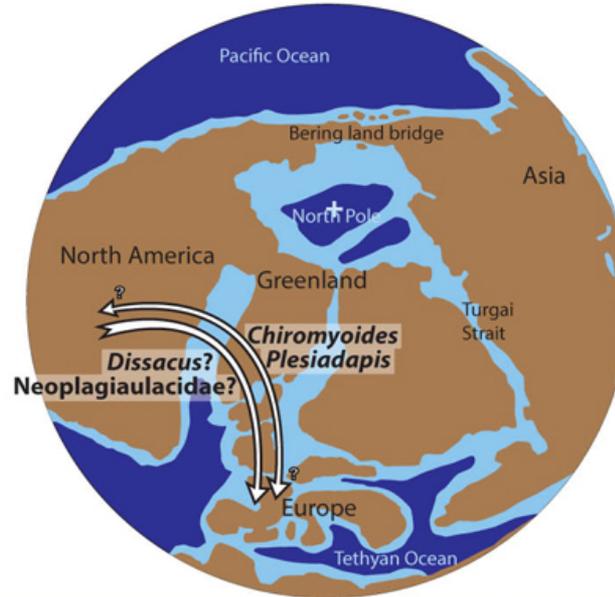
59.2 млн. л.н.

56.5 млн. л.н.

Danian - Selandian boundary

Selandian - Thanetian boundary

Latest Thanetian



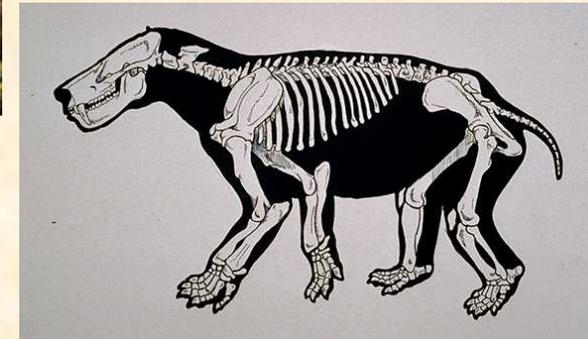
- Рубеж дания и зеландия, 61.6 млн. л.н.: проникновение из Северной Америки в Европу по Североатлантическому мосту приматоморфов *Plesiadapidae*, хищных "кондилартр" *Arctocyon*, насекомоядных лептиктид *Adunator*, пантолестид *Pagonomus*, мезонихий *Dissacus* (?), мультитуберкулят *Neoplagiaulacidae* (?).

- Рубеж зеландия и танета, 59.2 млн. л.н.: проникновение из Северной Америки в Европу по Североатлантическому мосту мезонихий *Dissacus* (?), мультитуберкулят *Neoplagiaulacidae* (?), (? – альтернатива: рубеж дания и зеландия, см. выше), миграция из Европы в Северную Америку приматоморфов *Chiromyoides* и *Plesiadapis* (? – альтернатива: напротив, миграция из Северной Америки в Европу).

- Конец танета, 56.5 млн. л.н.: миграция из Азии грызунов (?) в Северную Америку через Берингийский мост, в Европу – через кратковременный Тургайский мост; миграция тиллодонт и архаичного хищного *Uintacyon* из Азии в Северную Америку через Берингийский мост, миграция архаичного хищного *Vassacyon* из Азии в Европу через кратковременный Тургайский мост.

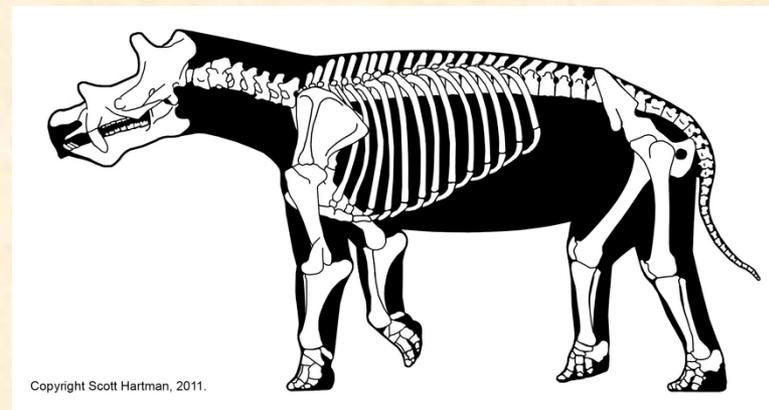
Палеоцен (~ 65-56 млн. л.н.)	Эоцен (~ 56–34 млн. л.н.)	Олигоцен (~ 34–23 млн. л.н.)
†Multituberculata	†Multituberculata	(†)
Metatheria	Metatheria	Metatheria
Cingulata	Cingulata Pilosa	Cingulata Pilosa
<p><b>Dermoptera</b> †Plesiadapiformes <b>Primates</b></p> <p>†Anagalida (Азия) <b>Rodentia</b> †Mixodontia (Азия)</p>	<p><b>Dermoptera</b> (†) <b>Primates</b> Scandentia (Азия) †Anagalida (Азия) <b>Rodentia</b> †Mixodontia (Азия) Lagomorpha (кроме Европы)</p>	<p><b>Dermoptera</b></p> <p><b>Primates</b> Scandentia (Азия) †Anagalida (Азия) <b>Rodentia</b> †Mixodontia (Азия) <b>Lagomorpha</b></p>
<p><b>Lipotyphla</b> †Pantodonta, †Tillodontia, †Taeniodontia †Dinocerata</p> <p>†“Condylarthra”</p> <p><b>Artiodactyla</b></p> <p>†Mesonychia †Arctostylopida †Creodonta <b>Carnivora</b> †Palaeanodonta</p>	<p><b>Lipotyphla</b> †Pantodonta, †Tillodontia, †Taeniodontia †Dinocerata <b>Chiroptera</b> †“Condylarthra” <b>Perissodactyla</b> <b>Artiodactyla</b> <b>Cetacea</b></p> <p>†Mesonychia †Arctostylopida †Creodonta <b>Carnivora</b> †Palaeanodonta <b>Pholidota</b></p>	<p><b>Lipotyphla</b> (†) (†) (†) (†) <b>Chiroptera</b> †“Condylarthra” <b>Perissodactyla</b> <b>Artiodactyla</b> <b>Cetacea</b></p> <p>†Mesonychia †Arctostylopida †Creodonta <b>Carnivora</b> †Palaeanodonta <b>Pholidota</b></p>
Proboscidea	Proboscidea	Proboscidea
<p>белым выделены отсутствующие отряды, знак (†) означает вымирание группы</p>	<p><b>Sirenia</b> Hyracoidea Macroscelidea</p>	<p><b>Sirenia</b> Hyracoidea Macroscelidea</p>

**Пантодонты и диноцераты:  
первые крупные  
растительноядные  
млекопитающие  
(палеоцен)**



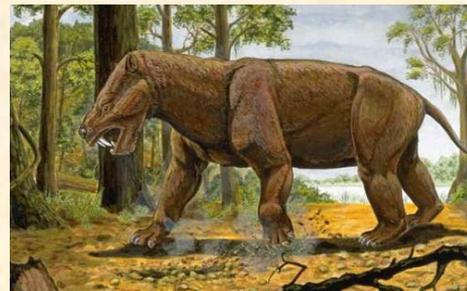
**Пантодонт *Titanoides***

**Палеоцен  
Северной  
Америки**

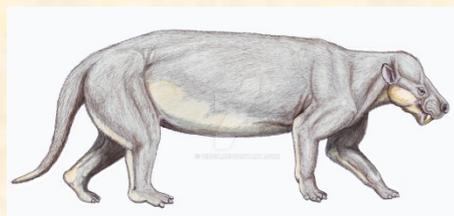
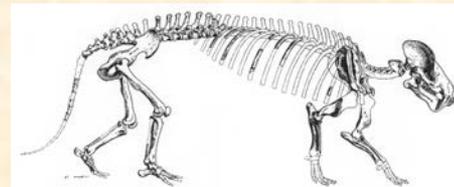


**Диноцерат *Uintatherium*, эоцен Северной  
Америки и Азии**

[http://www.paleocene-mammals.de/large\\_herbivores.htm](http://www.paleocene-mammals.de/large_herbivores.htm)



**Пантодонт *Coryphodon***



**Диноцерат *Prodinoceras***



пантодонт *BARYLAMBD*A

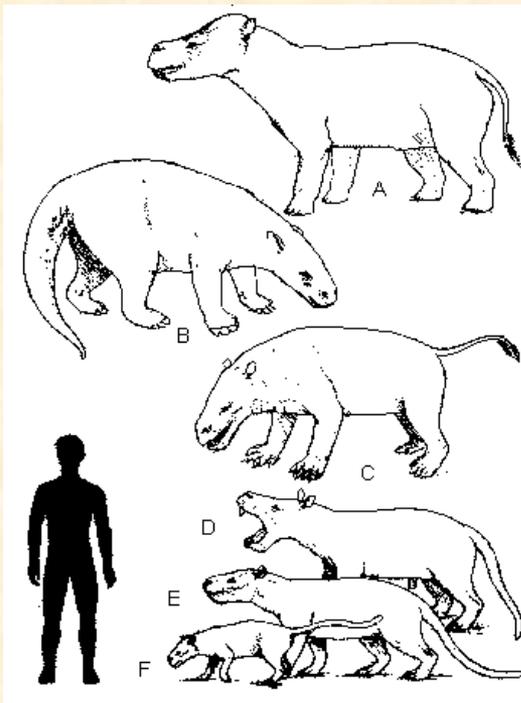
кондилартр  
*LOXOLOPHUS*

пантодонт *PANTOLAMBDA*

кондилартр  
*TETRACLAENODON*

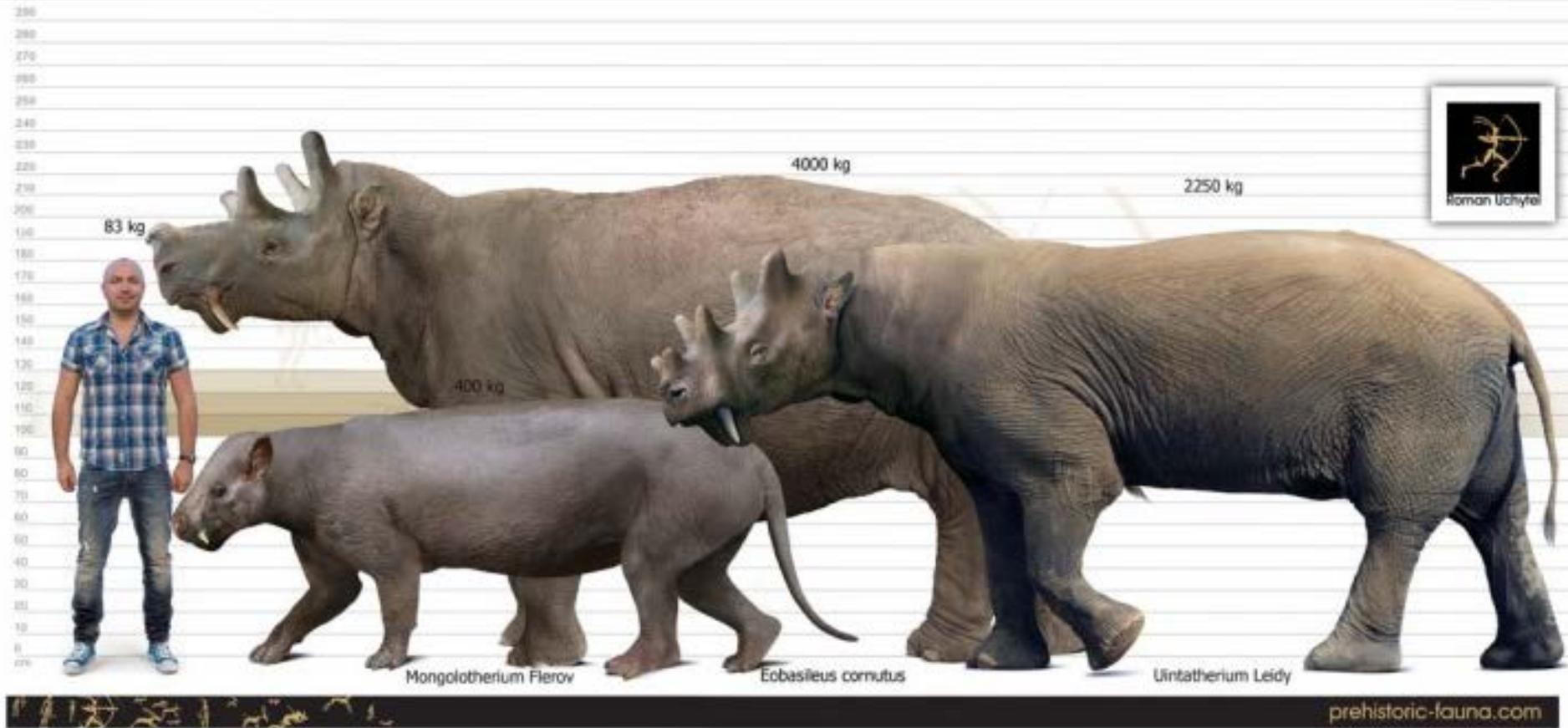
цимолист  
*PALAEORYCTES*

сумчатое  
*THYLACODON*



Пантодонты: А – *Coryphodon* (300 кг); В – *Barylambda* (650 кг); С – *Titanoides primaevus* (3 м, 150 кг); D – *Caenolambda*; E – *Pantolambda cavirictus*; F – *Pantolambda bathmodon* (Simons, 1960).

## Размеры и масса представителей диноцерат



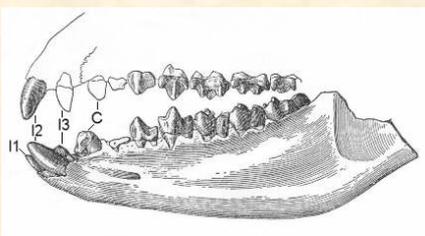
Диноцераты (Dinocerata), вымерший отряд растительноядных плацентарных млекопитающих. Около 10 родов. Ископаемые остатки известны из отложений нижнего палеогена – эоцена Азии и Сев. Америки. Палеоценовые диноцераты были приземистыми животными массой до 300 кг, с короткими пятипалыми конечностями (полупальцеходящими передними и стопоходящими задними). В эоцене диноцераты достигали крупных размеров (высота в холке 2 м, масса 4.5 т), телосложением напоминали носорога, имели пальцеходящие конечности с копытами. У самцов многих видов были развиты саблевидные верхние клыки и 1–3 пары рогообразных черепных выростов, покрытых шкурой (как у совр. жирафов). Щечные зубы гребнистые, низкоронковые. Мозг маленький, примитивный. Вели околводный образ жизни. Считаются архаичной ветвью плацентарных, предположительно близкой копытным (Лопатин А.В. Большая российская энциклопедия. 2007. Т. 9).

**Tillodontia**, ранний палеоцен – поздний эоцен  
 Азии, поздний палеоцен – средний эоцен  
 Северной Америки, ранний эоцен Европы

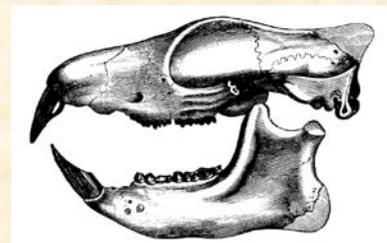
# Cimolesta

Фауны палеогена Северного полушария

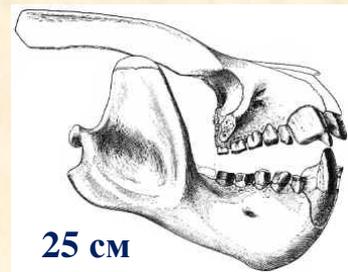
**Taeniodonta**, ранний палеоцен – эоцен  
 Северной Америки; фоссориальные



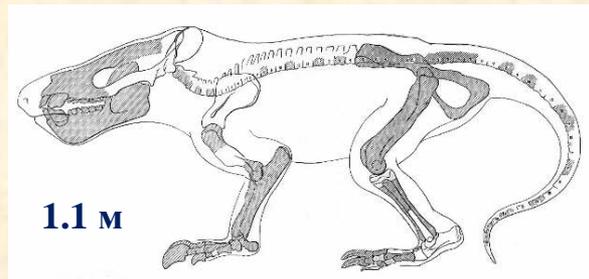
*Esthonyx*



*Tillodon*



25 cm

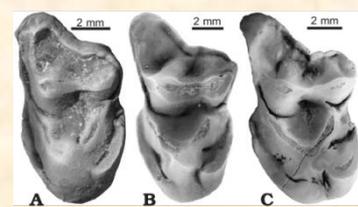


1.1 м

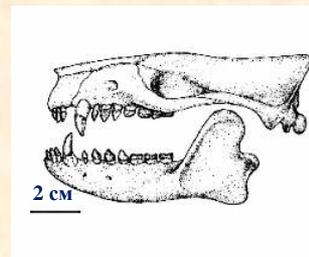
*Psittacotherium*



*Trogosus*

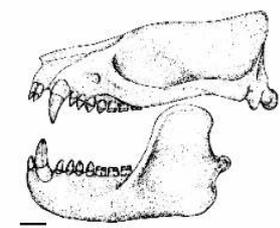


*Esthonyx*

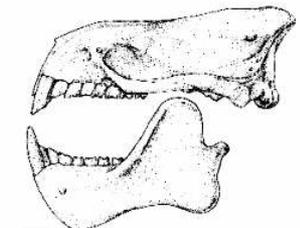


2 cm

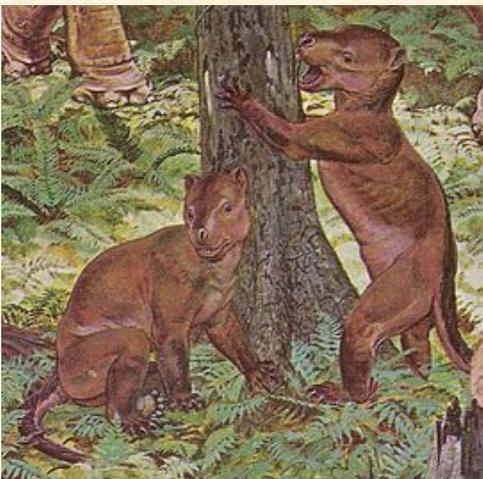
*Onychodectes*



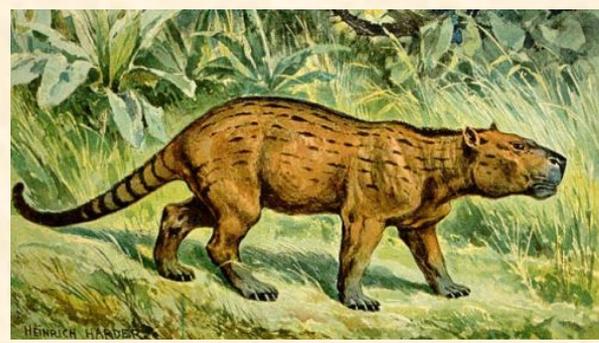
*Wortmania*



*Ectoganus*



*Trogosus*



HEINRICH HAARDER



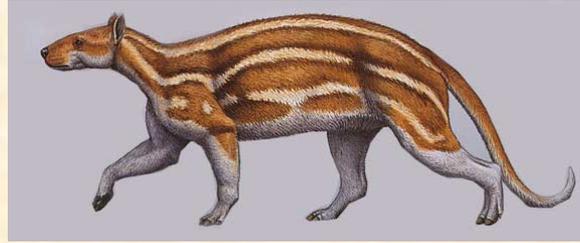
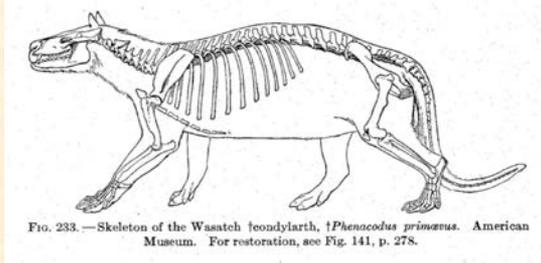
пантодонт  
 PANTOLAMBDA

тенидонт  
 ECTOGANUS

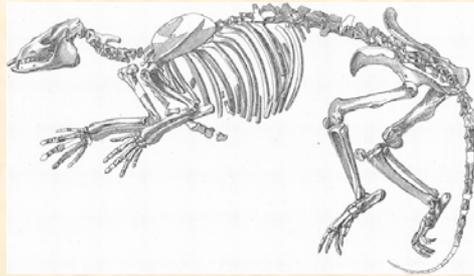
<http://www.paleocene-mammals.de/taeniodonts.htm>

# "Condylarthra", ранний палеоцен – поздний эоцен

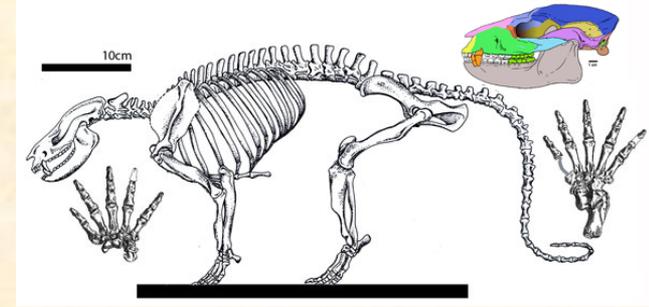
## Phenacodonta, палеоцен и эоцен Северной Америки



*Phenacodus*



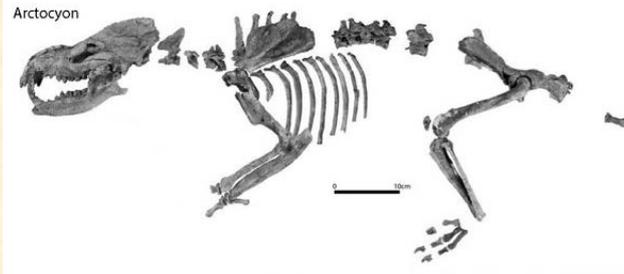
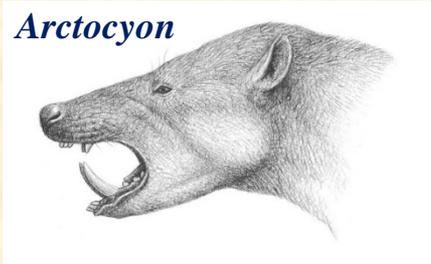
*Hyopsodus*



*Ectoconus*

## Arctocyonia, ранний – поздний палеоцен Северной Америки и Европы

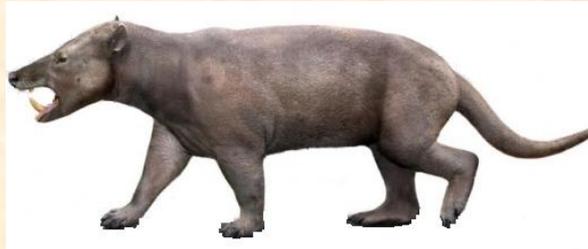
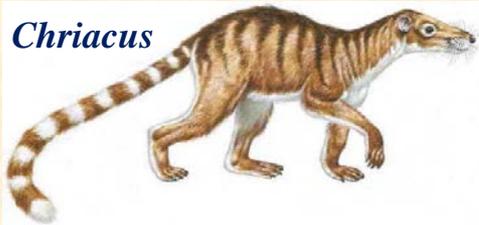
*Arctocyon*



*Arctocyon*



*Chriacus*





Начало эоцена, 56 млн. л.н., Северная Америка

*Cantius*, лемунообразный примат;  
*Champsosaurus*, рептилия;  
*Chriacus*, всеядный кондилартр;  
*Diacodexis*, архаичное парнокопытное;  
*Ectocion*, растительноядный кондилартр;  
*Hyracotherium*, лошадеобразное непарнокопытное;  
*Meniscotherium*, растительноядный кондилартр;  
*Plesiadapis*, приматоморф;  
*Prolimmocyon*, креодонт, мелкий хищник  
*Coryphodon*, пантодонт;  
*Hyracotherium*, лошадеобразное непарнокопытное;  
*Oxyaena*, креодонт, хищник более 20 кг;  
*Palaeosyops*, ранний бронтотерий;  
*Paramys*, грызун;  
*Pelycodus*, лемунообразный примат

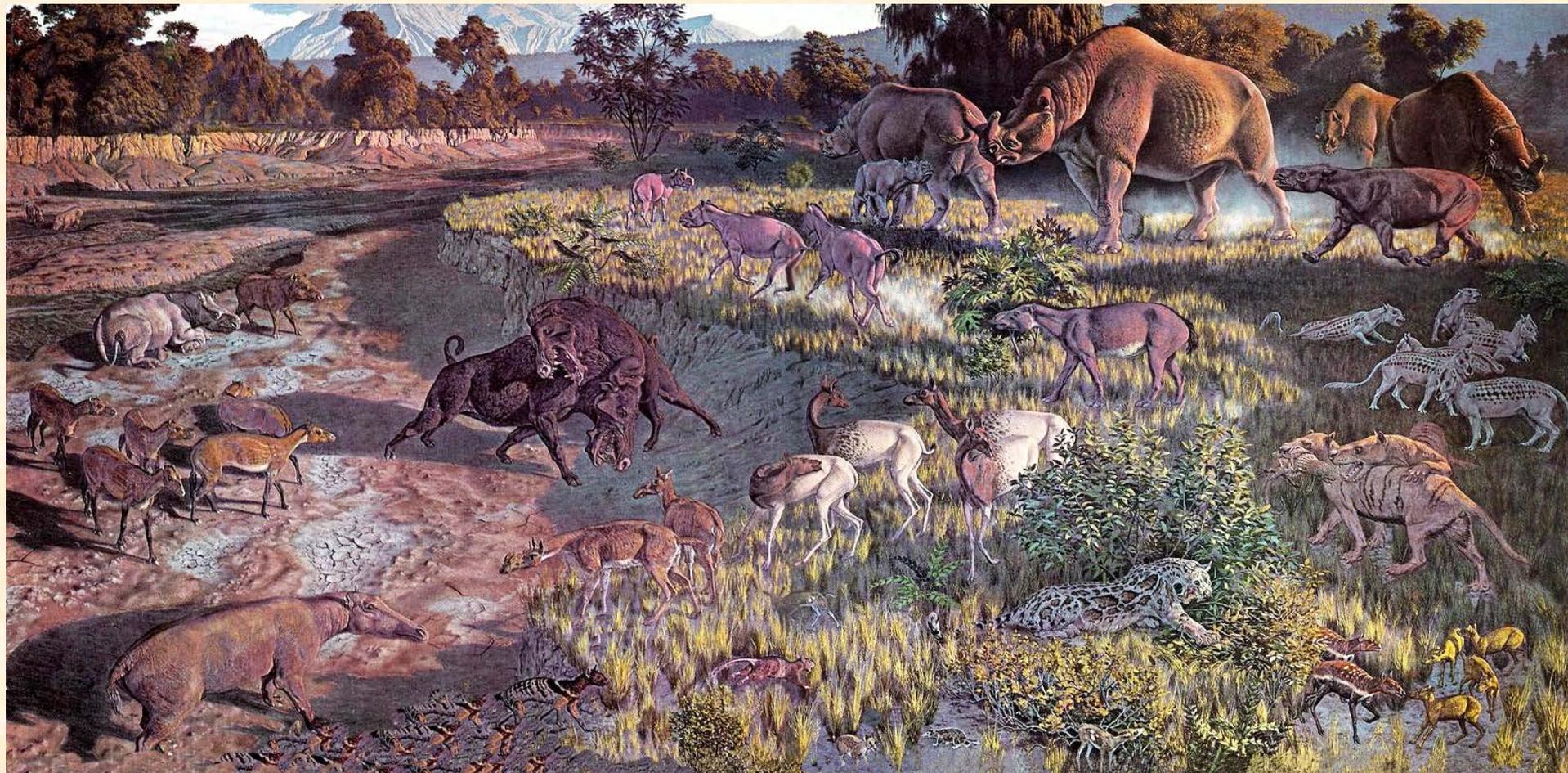


Ранний эоцен, Северная Америка



**Средний эоцен, Северная Америка (в правом верхнем углу диноцерат уинтатерий)**

<http://earthlyuniverse.com/palaeogene-earth-rise-mammals/>



### **Поздний эоцен, Северная Америка**

На переднем плане мелкие приматы, грызуны, насекомоядные, архаичные жвачные, в центре непарнокопытные и парнокопытные среднего и крупного размера (дерутся гигантские свиньи энтелодонтиды), справа крупные хищники – саблезубое хищное из семейства нимравид (ложных саблезубых кошек) и креодонты, на заднем плане гигантские непарнокопытные – бронтотерии.

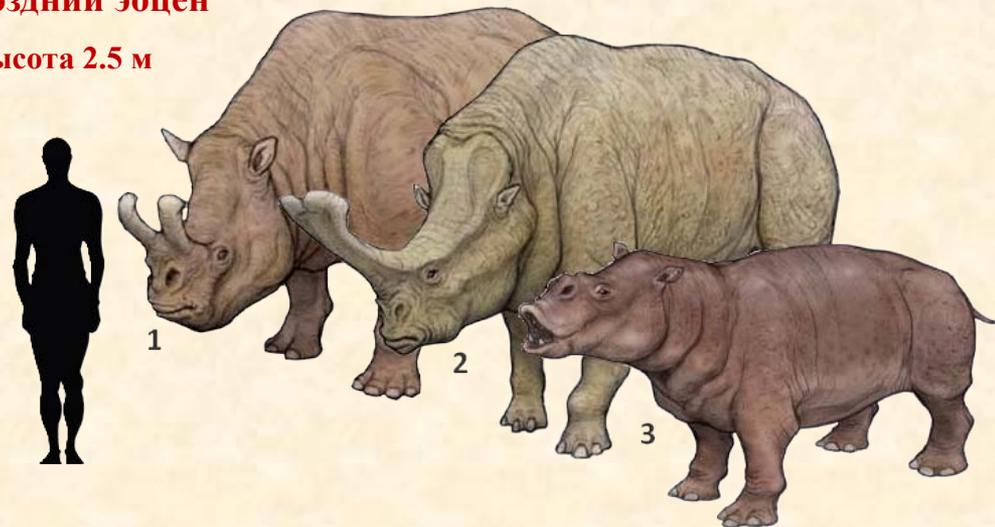


Бронтотерий (*Brontotherium*), вымерший род непарнокопытных семейства бронтотериевых. Около 10 видов известны из верхнего эоцена Северной Америки. Походили на крупных носорогов. Достигали до 5 м в длину и 2.4 м в холке. Масса до 4.5 т. Имели пару крупных носовых рогов (более мощных у самцов). Коренные зубы низкоронковые, широкие и плоские, бугорчато-лунчатые, приспособлены к питанию мягкой растительностью. Конечности короткие; передние – четырехпалые, задние – трехпалые. Головной мозг очень маленький. Обитали на открытых местах, вблизи водоемов (Лопатин А.В. Большая российская энциклопедия. 2006. Т. 4).



1, 2 – Brontotheriidae (1 – *Megacerops*, 2 - *Embolotherium*),  
поздний эоцен

Высота 2.5 м



3 – болотный носорог Amynodontidae, *Metamynodon*, олигоцен

# Mesonychia, ранний палеоцен – ранний олигоцен

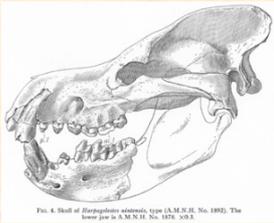
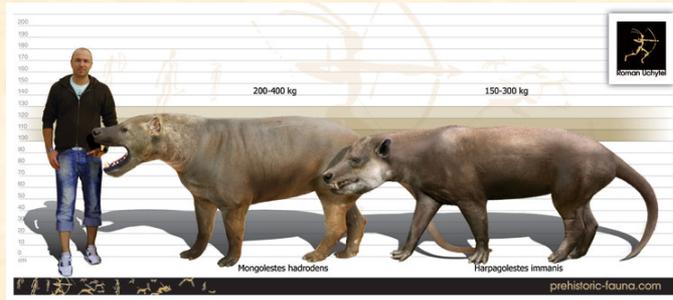
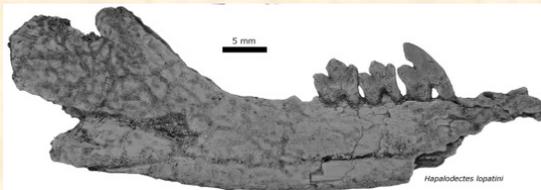


FIG. 4. Skull of *Harpagolestes eximius*, type (A.M.S.N.H. No. 1892). The lower jaw is A.M.S.N.H. No. 1076, 1073.



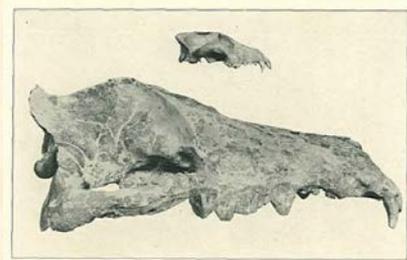
## *Hapalodectes lopatini* Solé et al., 2017, средний палеоцен Китая



*Hapalodectes lopatini*



## *Andrewsarchus mongoliensis* Osborn, 1924, средний эоцен (48–41 млн. л.н.) Монголии; длина черепа 83 см



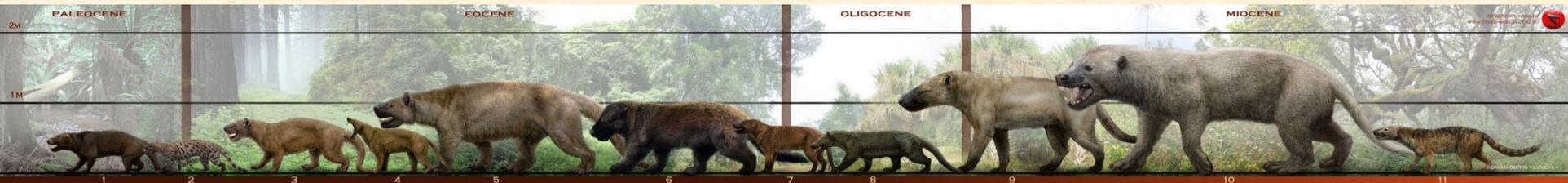
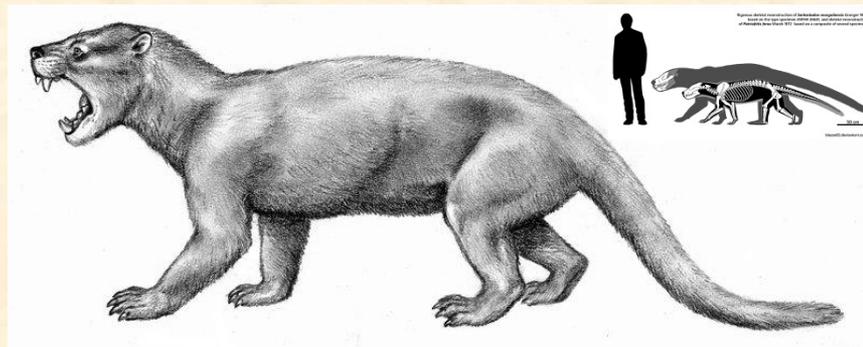
Above: skull of wolf. Below: skull of *Andrewsarchus* from the Eocene beds of Irtilis Manha, 1923.



## Creodonta: *Hyaenodontidae*: *Hyaenodon*, средний эоцен – ранний миоцен (42–15.9 млн. л.н.), Северная Америка, Евразия, Африка



## *Oxyaenidae*: *Sarkastodon*, поздний эоцен Монголии



1. PALAEOICTIS PELORIA (PALAEOICTINAE, OXYAENIDAE), поздний палеоцен Северной Америки; 2. OXYAENA LUPINA (OXYAENINAE, OXYAENIDAE), поздний палеоцен и ранний эоцен Северной Америки; 3. PATRIOFELIS FEROX (OXYAENINAE, OXYAENIDAE), ранний эоцен Северной Америки; 4. APATAELURUS KAYI (MACHAERODINAE, HYAENODONTIDAE), средний эоцен Северной Америки; 5. SARKASTODON MONGOLIENSIS (OXYAENINAE, OXYAENIDAE), средний эоцен Азии; 6. HEMIPALODON GRANDIS (PTERODONTINAE, HYAENODONTIDAE), поздний эоцен Северной Америки; 7. HYAENODON HORRIDUS (HYAENODONTINAE, HYAENODONTIDAE), поздний эоцен и ранний олигоцен Северной Америки; 8. PTERODON DASYUROIDES (PTERODONTINAE, HYAENODONTIDAE), средний олигоцен Европы; 9. HYAENODON WEILINI (HYAENODONTINAE, HYAENODONTIDAE), ранний миоцен Азии; 10. MEGISTOTHERIUM OSTEOPLASTES (PTERODONTINAE, HYAENODONTIDAE), ранний и средний миоцен Северной и Восточной Африки; 11. DISSOPSALIS CARNIFEX (PROVIVERRINAE, HYAENODONTIDAE), средний и поздний миоцен Азии.

# Carnivora и другие крупные хищники

Фауны палеогена Северного полушария

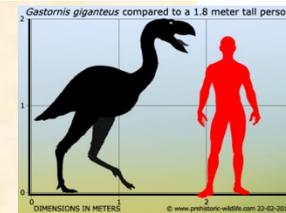
## Nimravidae, средний эоцен – поздний миоцен



Miacidae, *Vulpavus*

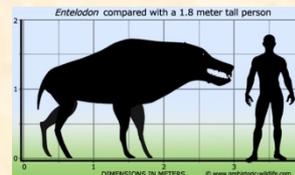
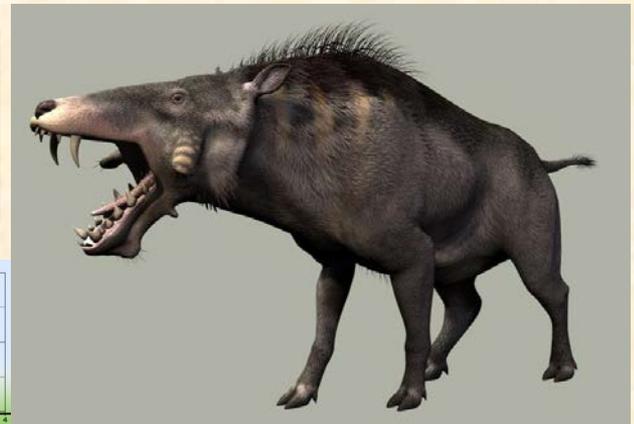
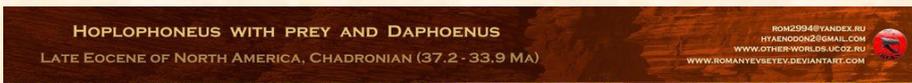
*Gastornis giganteus*  
(Cope, 1876),  
средний эоцен  
Северной  
Америки

**Gastornithidae**



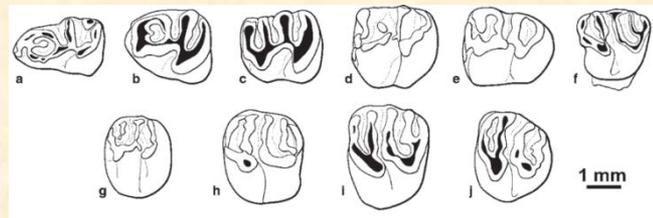
**Entelodontidae**

## Nimravidae vs. Amphicyonidae (средний эоцен - плиоцен)

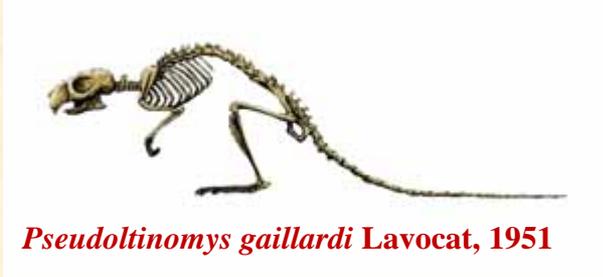


**Провинциализм. Европейский архипелаг, поздний эоцен: 15 эндемичных семейств**

**Парнокопытные Cainotheriidae, эоцен – ранний миоцен Европы**



**Грызуны Theridomyidae, олигоцен Европы**



*Pseudoltinomys gaillardi* Lavocat, 1951



*Cainotherium*

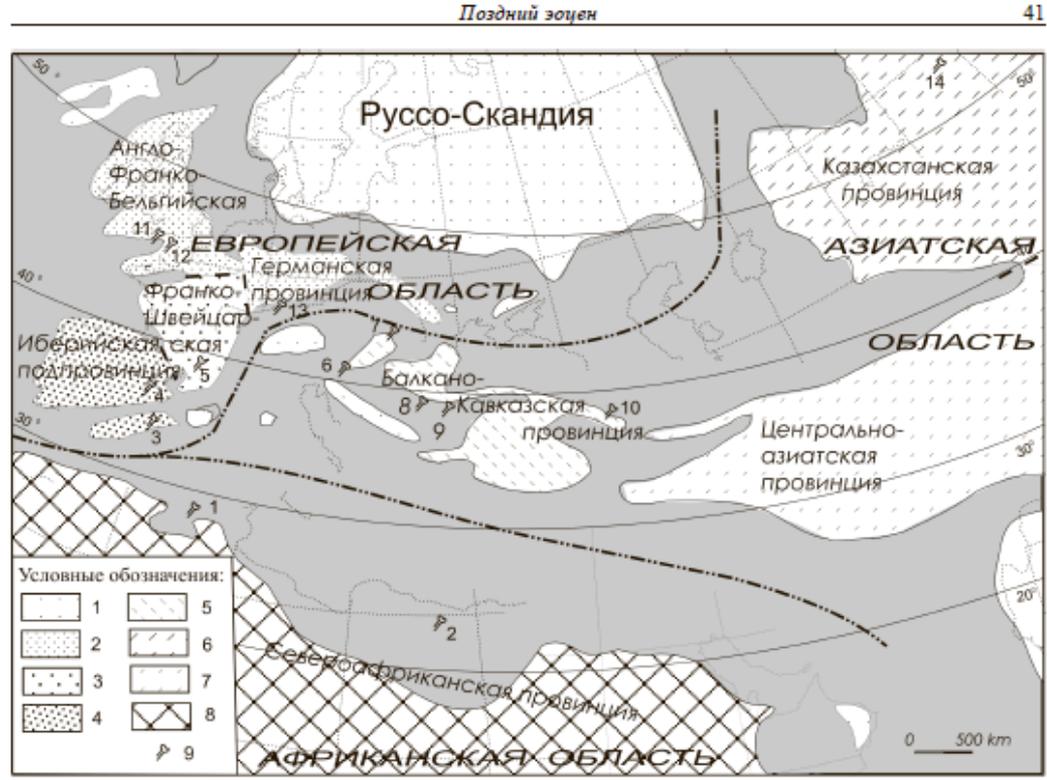


Рис. 9. Схема зоогеографического деления Тетической области в приазоне по наземным позвоночным (по данным А.В. Лопатина).

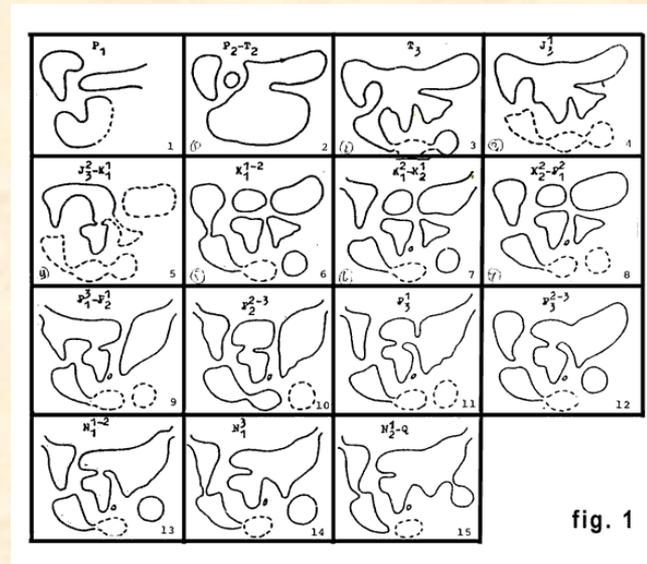
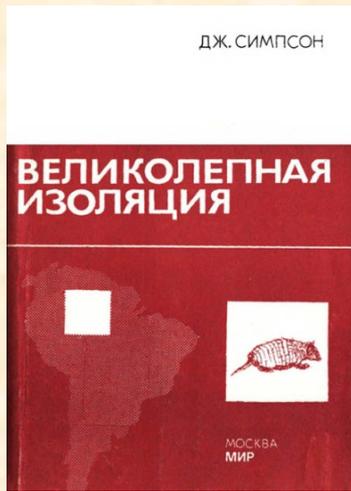


fig. 1

- Фауны палеогена Северного полушария.
- Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена Южного полушария: южноамериканская (сумчатые, неполнозубые, южные копытные, затем также кавиоморфные грызуны и широконосые обезьяны), африканская (хоботные, даманы и др.), мадагаскарская (лемуры, тенреки и др.), австралийская (однопроходные, сумчатые).
- Данные по Антарктиде и Индии.
- Миграции неогена: фаунистические обмены между Африкой и Евразией, Евразией и Северной Америкой в миоцене, Северной Америкой и Южной Америкой в плиоцене.
- Четвертичный период.

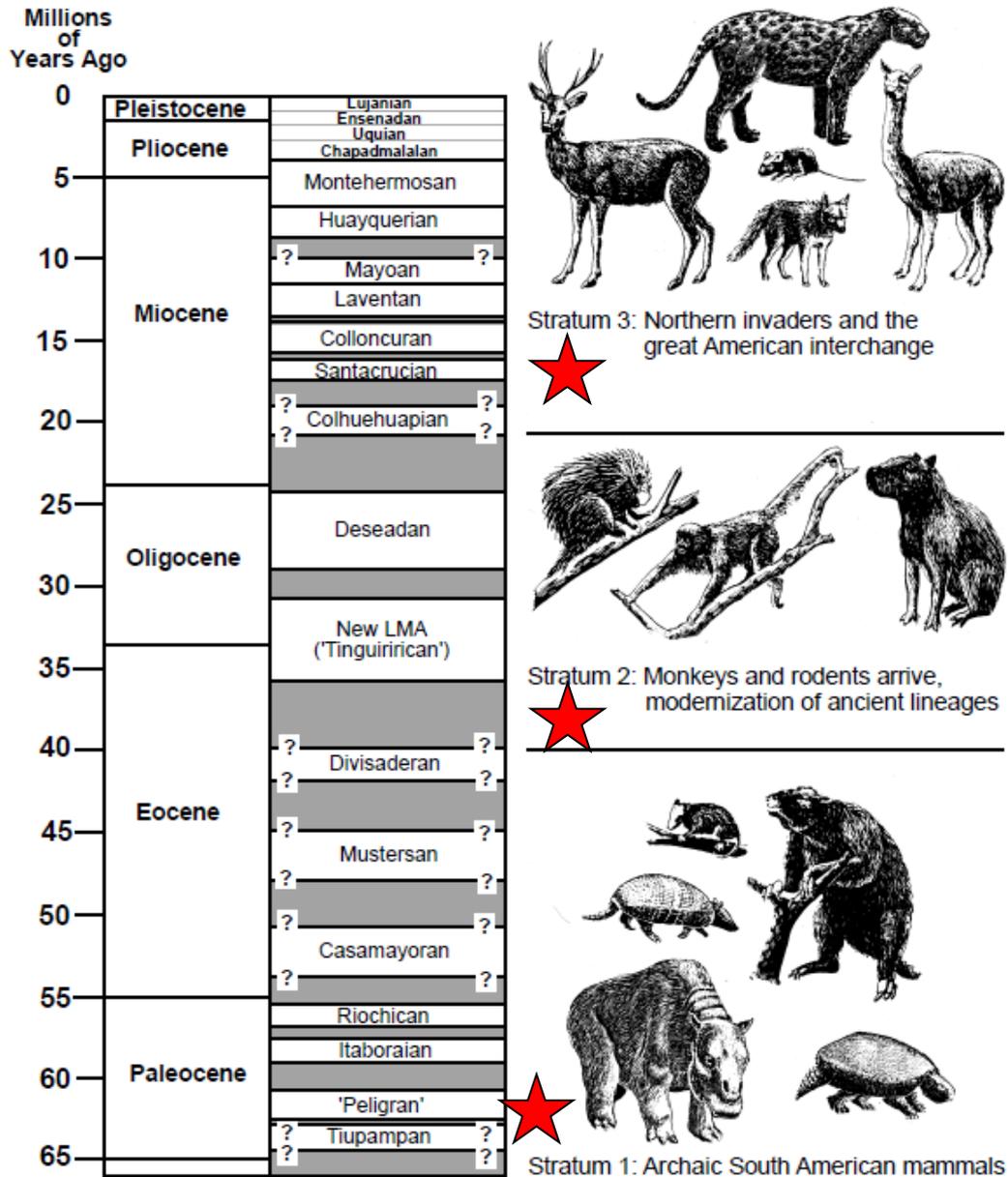


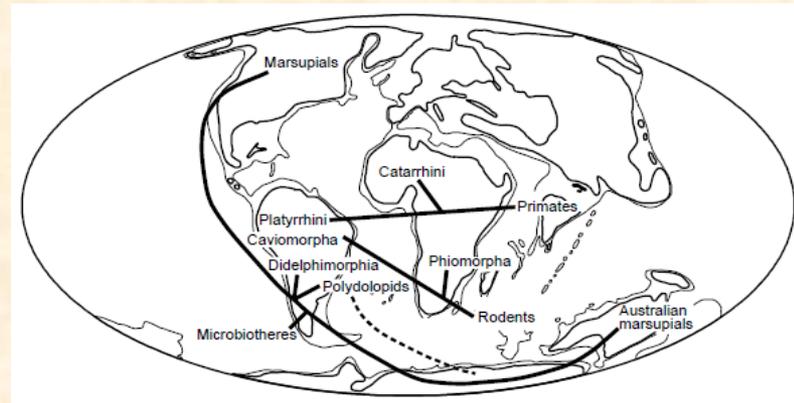
Fig. 1. Timescale of South American Land Mammal Ages (SALMA), with pictorial representation of the timespans, major events and representative faunal composition of Simpson's '3-stratum' concept of Cenozoic mammalian evolution in South America. (Chronology from Ref. 18.)

Эволюция млекопитающих Южной Америки на протяжении большей части кайнозоя происходила в условиях географической изоляции. Выделяются три главные компоненты (страты) южноамериканской фауны млекопитающих.

Первая – палеоценовая; автохтонные архаичные млекопитающие, в том числе гондванатерии, однопроходные, меридиолестида, сумчатые, броненосцы, ленивцы и южноамериканские копытные (меридиоунгуляты).

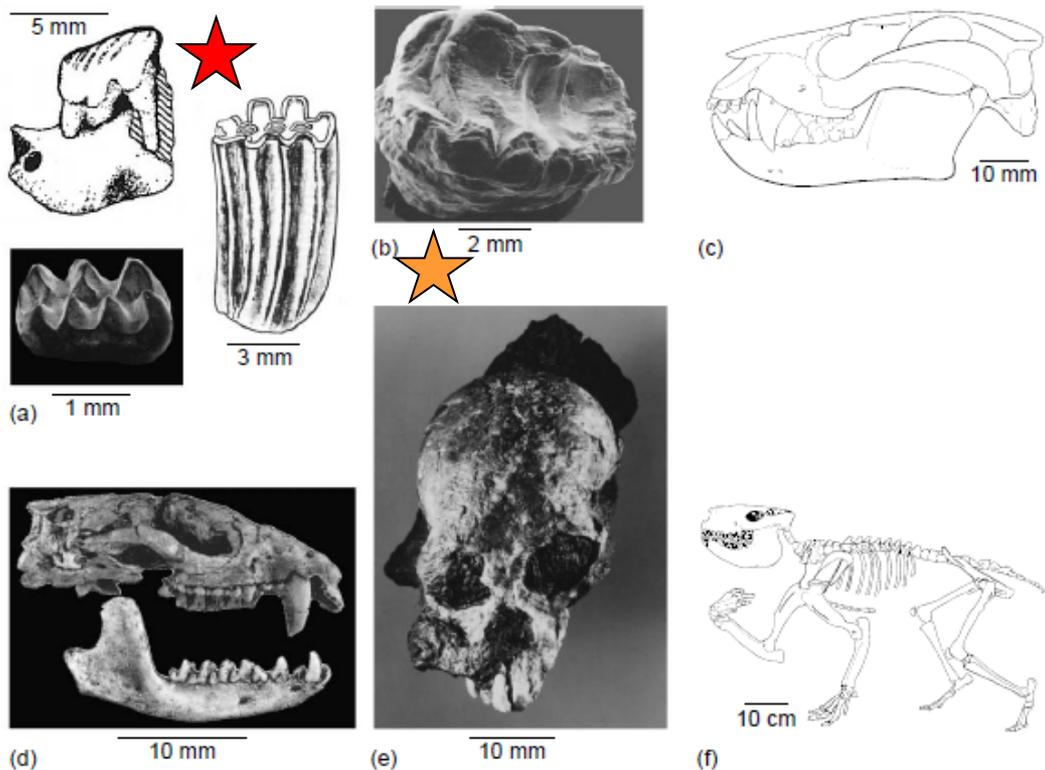
Вторая – позднеэоценовая; потомки вселенцев из Африки – гистрикоморфные грызуны и широконосые приматы.

Третья – миоценовая; вселенцы из Северной Америки времени Великого Американского обмена, включая парнокопытных, хищных, хоботных, грызунов и др.



Flynn L., Wyss A. 1998. Recent advances in South American mammalian paleontology. TREE. 13 (11).

## Ископаемые млекопитающие Южной Америки: важнейшие находки

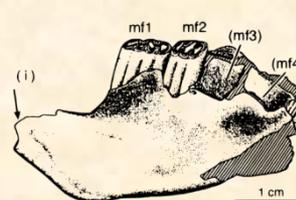


**Fig. 2.** Photographs and drawings of fossils representing some important discoveries of many major groups of Mammalia in South America. (a) Jaw fragment with blade-like premolar (above left), upper molar (below left), and hypsodont molar (right) of nontherian gondwanathere multituberculates from the Cretaceous Period [*Ferugliotherium windhausenii* (above left and below left) and Paleocene Epoch *Sudamerica ameghinoi* (right)] (courtesy of Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', *J. Paleo.* and Ameghiniana). (b) Tooth of *Monotrematum sudamericanum*, a nontherian monotreme from the Paleocene Epoch (from the Royal Zoological Society of New South Wales). (c) Skull and jaw of *Vincelestes neuquenianus*, a near outgroup to therians, from the Late Cretaceous Period (courtesy of *Am. J. Sci.*). (d) Skull of *Pucadelphys andinus*, a didelphoid marsupial from the Paleocene Epoch (courtesy of Mémoires du Muséum National D'Histoire Naturelle, Paris). (e) Skull of *Chilecebus carrascoensis*, a platyrrhine monkey (placental and eutherian) from the Miocene Epoch (courtesy of The Field Museum of Natural History, Chicago; photograph by J. Weinstein). (f) Skull and skeleton of *Eurygenium pacegnum*, a notoungulate (placental and eutherian) from the Oligocene Epoch (courtesy of *J. Vert. Paleontol.*).

Flynn L., Wyss A. 1998. Recent advances in South American mammalian paleontology. *TREE*. 13 (11).

## Гондванатерии Gondwanatheria

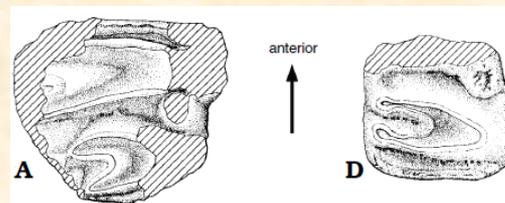
*Sudamerica ameghinoi* Scillato-Yané et Pascual, 1984, палеоцен – ранний эоцен Аргентины (фигура а, красная звезда на рис. 2 слева)



Patagonia,  
ранний  
миоцен

## Однопроходные Monotremata

*Monotrematum sudamericanum* Pascual et al., 1992, палеоцен (фигура b, оранжевая звезда на рис. 2 слева)



Pascual R.  
et al. 2002.

## Меридиолестиды Meridiolestida

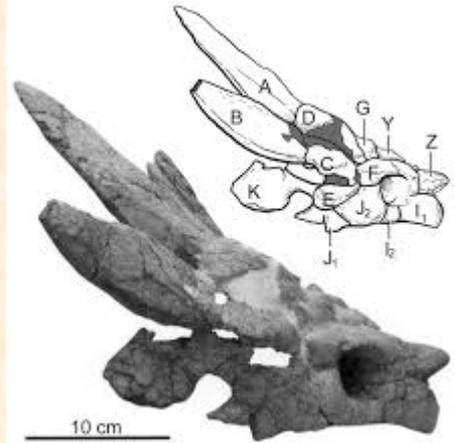
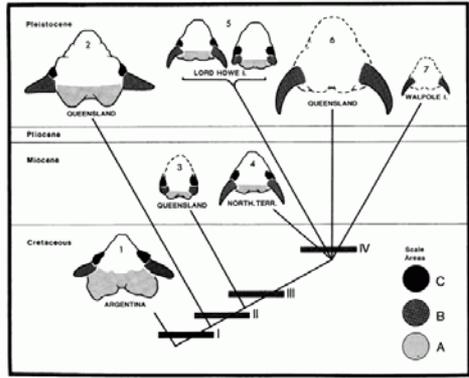
*Necrolestes patagonensis* Ameghino, 1891, ранний миоцен Аргентины



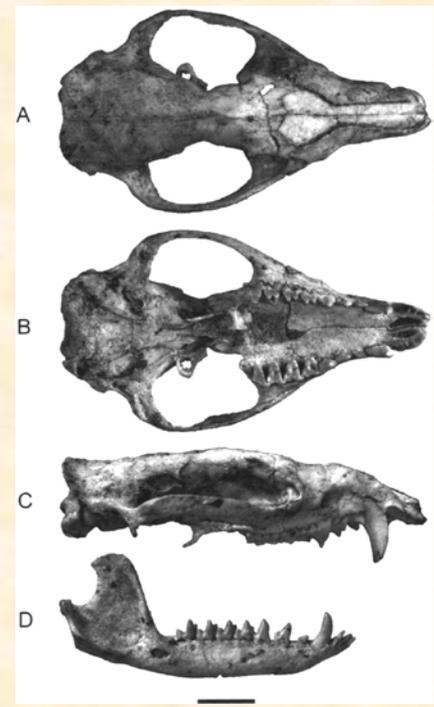
Rougier G. et al. 2012.

**Аргентина, эоцен, 48 млн. л.н.:**

**рогатая черепаха ниоламия *Niolamia argentina* Ameghino, 1899 (Meiolaniidae),  
сумчатое *Caroloameghinia mater* Ameghino, 1901 (отряд Paucituberculata)**



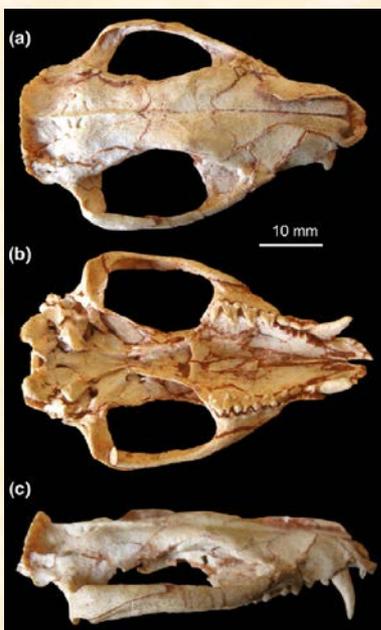
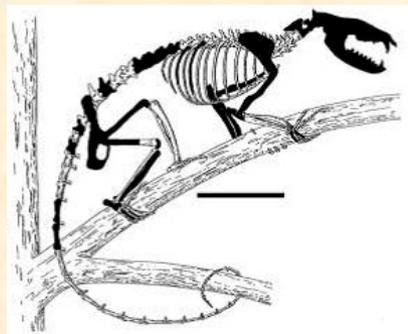
**Сумчатые  
Marsupialia**



*Pucadelphys andinus*  
Marshall et Muizon  
1988, ранний палеоцен  
Боливии

Velizar Simeonovski

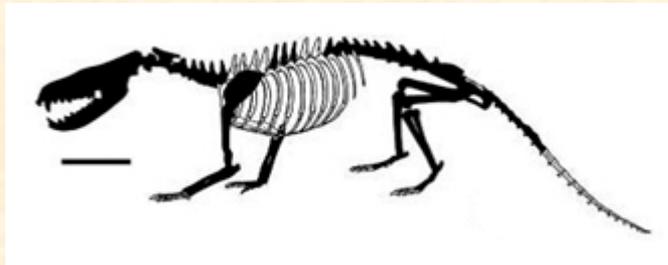
**Хищные сумчатые:  
Marsupialia,  
Sparassodonta**



*Mayulestes ferox*  
Muizon, 1994,  
ранний палеоцен  
Боливии,  
63 млн. л.н.

VAS  
2011  
Velizar Simeonovski

**Marsupialia,  
Sparassodonta**



Эндемичные  
континентальные  
фауны палеогена и  
неогена Южного  
полушария:  
Южная Америка



**Cladosictis, поздний олигоцен –  
ранний миоцен; 80 см**

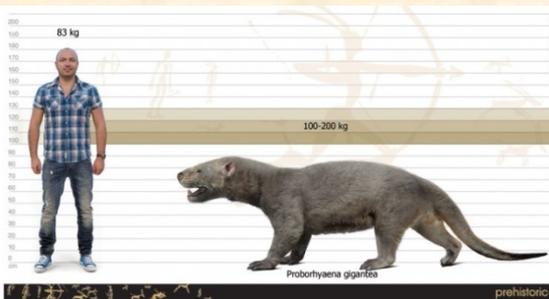
**Callistoe vincei Babot et al., 2002,  
ранний эоцен; 2.1 м**



**Параборгиена *Paraborhyaena boliviana*, Proborhyaenidae, олигоцен,  
26–25 млн. л.н.**



**Velizar Simeonovski**

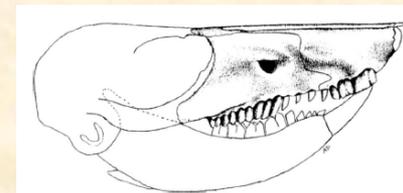
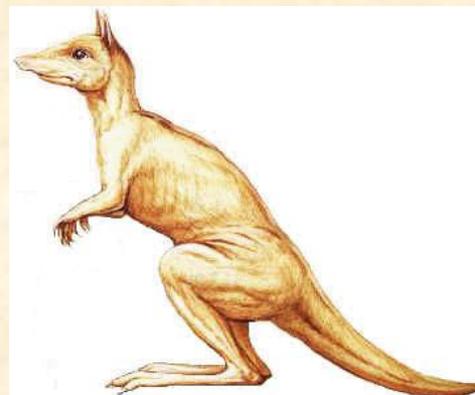
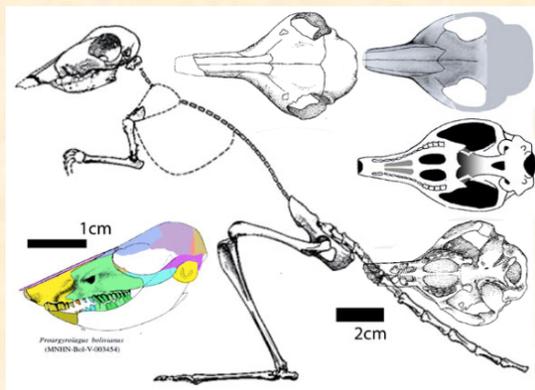


*Paraborhyaena gigantea*

prehistoric

**Marsupialia,  
Argyrolagidae**

***Proargyrolagus*,  
ПОЗДНИЙ  
ОЛИГОЦЕН**



***Hondalagus  
altiplanensis* Marshall  
et Villarroya, 1988,  
средний миоцен**



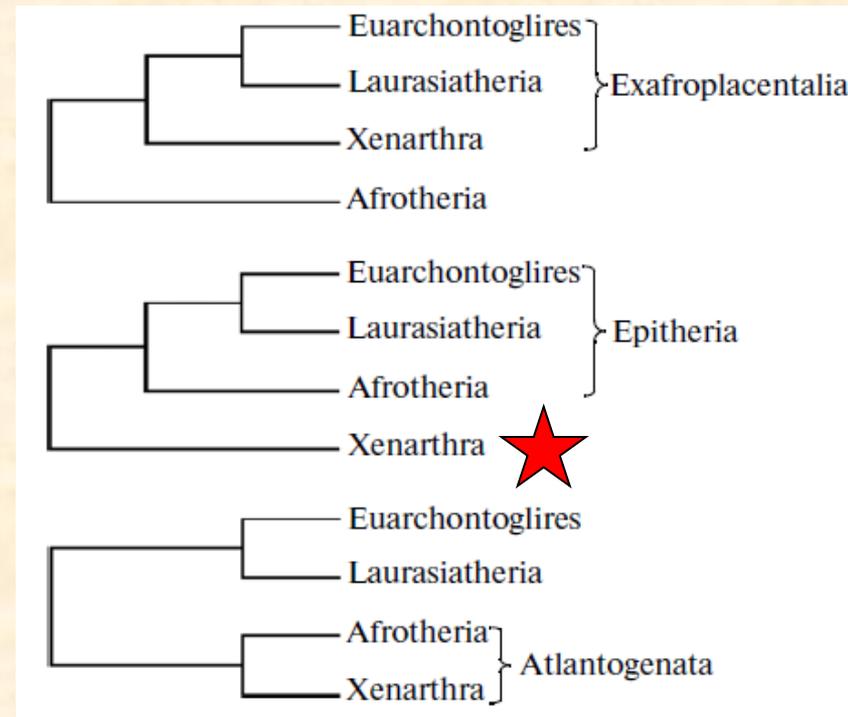
Velizar Simeonovski

## XENARTHRA: неполнозубые

Группа Xenarthra объединяет броненосцев, ленивцев и муравьедов, распространенных в Южной и Центральной Америке.

Ленивцы (подотряд Folivora) и муравьеды (подотряд Vermilingua) образуют монофилетическую группу неполнозубых (отряд Pilosa), сестринскую для броненосцев (отряд Cingulata).

Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена Южного полушария:  
Южная Америка



Трехпалый ленивец  
*Bradypus tridactylus*



Гигантский муравьед  
*Mymecophaga tridactyla*



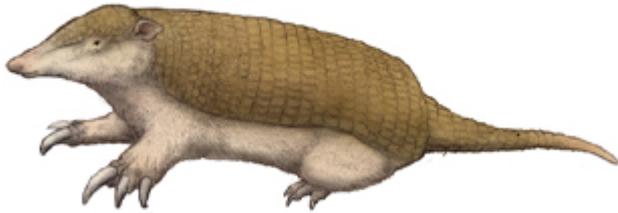
Шаровидный броненосец  
*Tolypeutes matacus*

# XENARTHRA

## Cingulata

Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена  
Южного полушария: Южная Америка

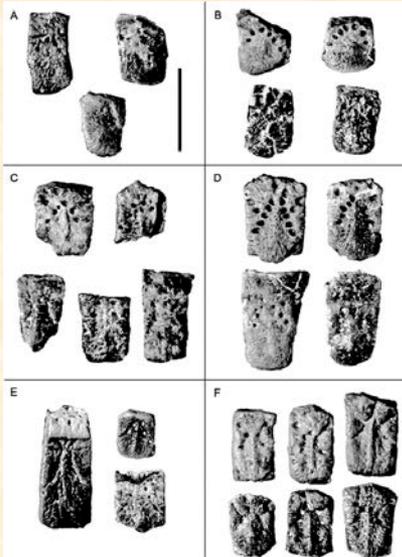
Древнейшим известным представителем Xenarthra является броненосец *Riostegotherium* из позднего палеоцена (59–57 млн. лет) Бразилии (Bergqvist et al., 2004).



*Utaetus* (Dasypodidae), поздний палеоцен (58 млн. л.н.) – эоцен Аргентины, Уругвая и южной Бразилии; 40 см, 4 кг

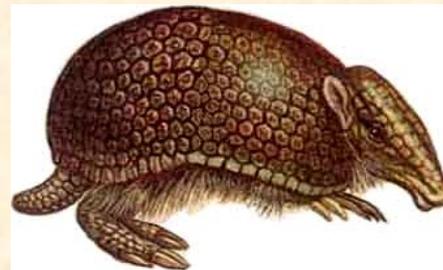


Osteodermas (placas ósseas cobertas por pele) e mandíbula de *Utaetus*



*Riostegotherium yanei*  
Oliveira et Bergqvist, 1998  
(Dasypodidae), поздний палеоцен Бразилии (изолированная остеодерма), эоцен Аргентины и Бразилии

Остеодермы  
*Riostegotherium* sp., ранний эоцен Аргентины

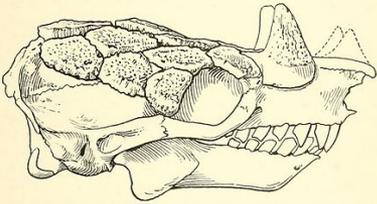


# XENARTHRA

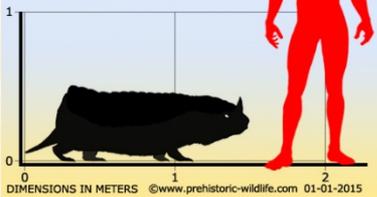
## Cingulata

Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена  
Южного полушария: Южная Америка

Рогатый броненосец пельтефил *Peltephilus ferox* Ameghino, 1891,  
олигоцен – ранний миоцен, 25–20 млн. л.н.



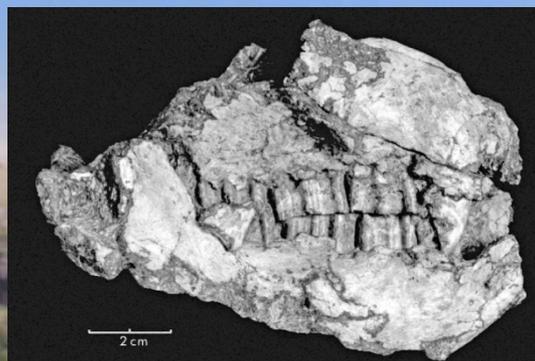
*Peltephilus* compared to a  
1.8 meter tall person.



# XENARTHRA: Pilosa: Folivora (ленивцы)

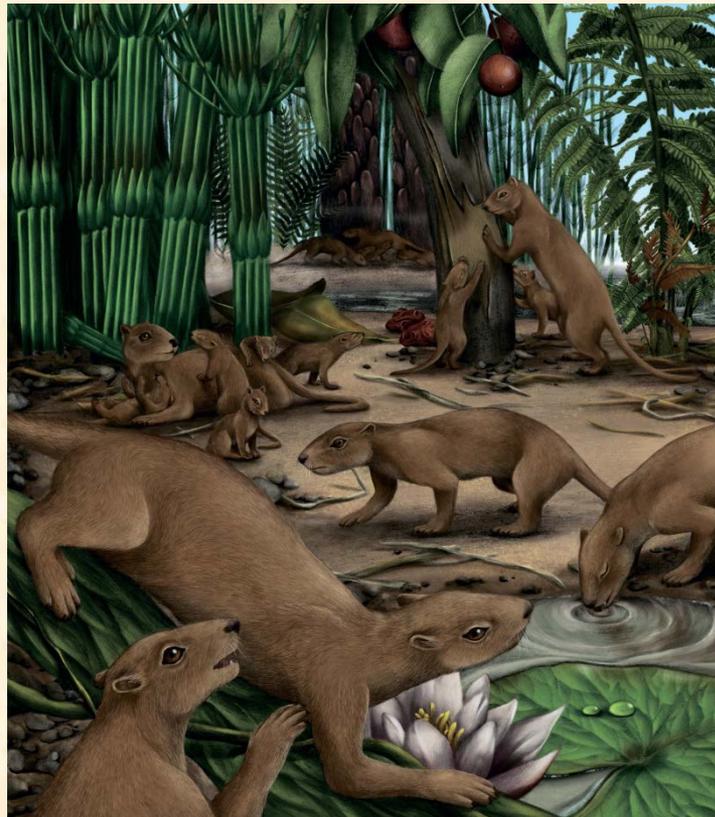
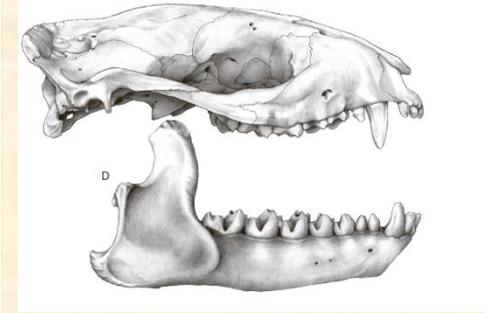
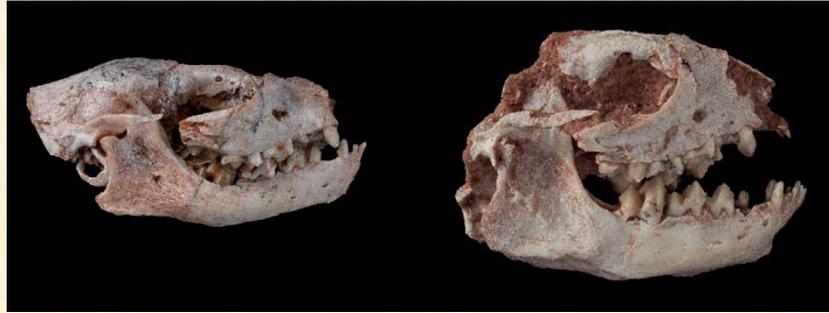
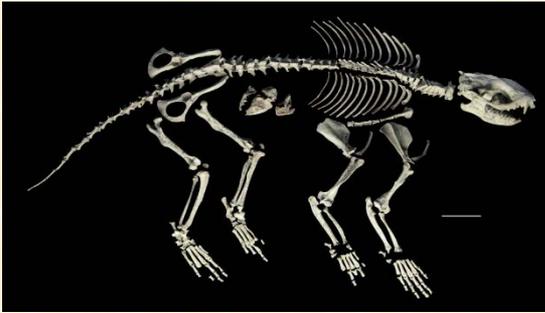
Псевдоглиптондон *Pseudoglyptodon chilensis* McKenna et al., 2006,  
ранний олигоцен, 33 млн. л.н., Чили

Эндемичные континентальные фауны  
палеогена и неогена Южного  
полушария: Южная Америка



# Южноамериканские Pantodonta (пантодонты)

Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена  
Южного полушария: Южная Америка

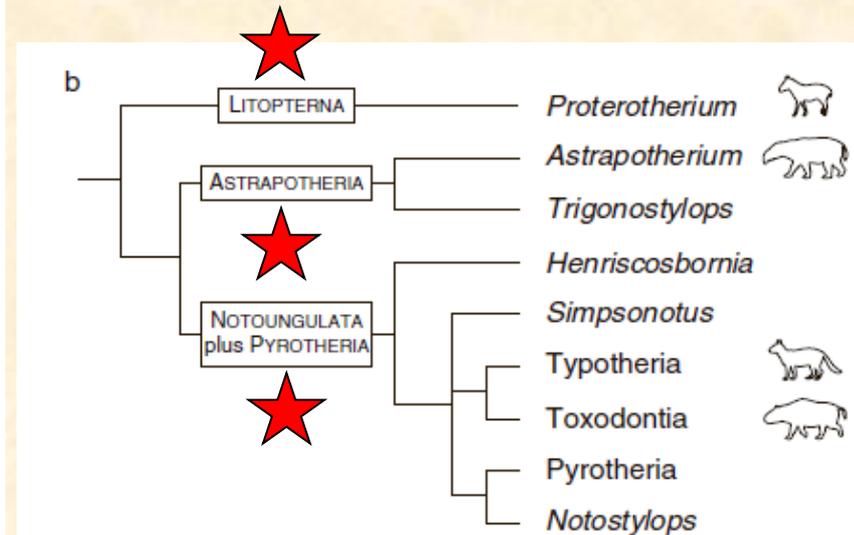
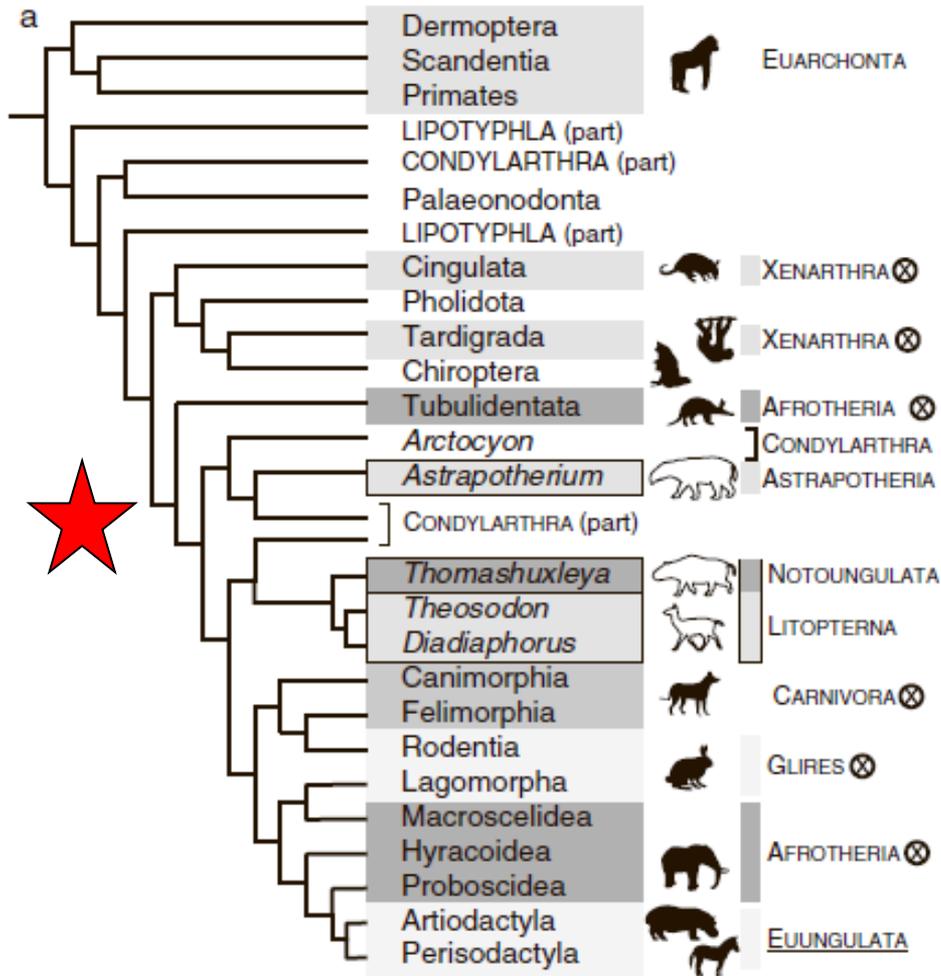


Velizar Simeonovski

Альсидедорбиния *Alcidedorbignya inopinata* Muizon et Marshall, 1987 (Pantodonta, Wanglidae), 65–61.7 млн. л.н.

# Южноамериканские копытные Meridiungulata

Эндемичные континентальные фауны  
палеогена и неогена Южного полушария:  
Южная Америка

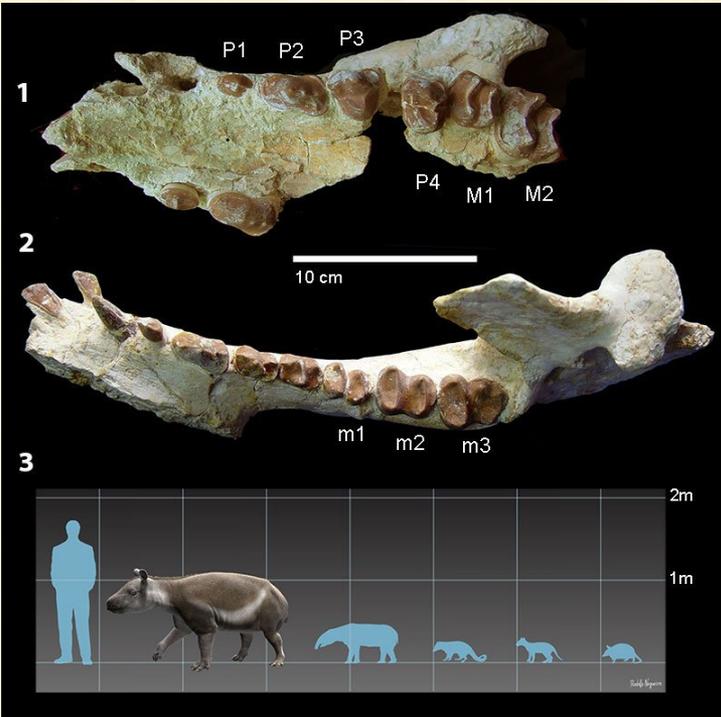


**Южноамериканские копытные (Meridiungulata)** – надотряд вымерших плацентарных млекопитающих, населявших в эпоху кайнозоя (включая плейстоцен) Южную Америку. В надотряд входят отряды **ксенунгулят**, **пиротериев**, **литоптерн**, **нотонгулят** и **астропотериев**. Вероятно, произошли от группы фенакодонтных кондилартр, близкой к предковой группе непарнокопытных.

# Южноамериканские копытные *Meridiungulata*: отряд Xenungulata, палеоцен

Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена  
Южного полушария: Южная Америка

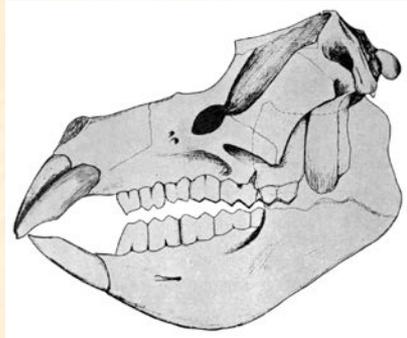
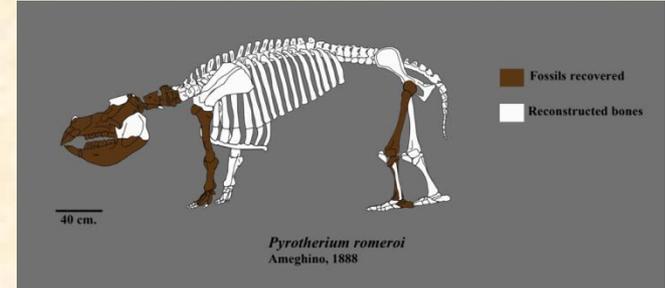
*Carodnia*, палеоцен, 60 млн. л.н.; внешне  
напоминали тапиров



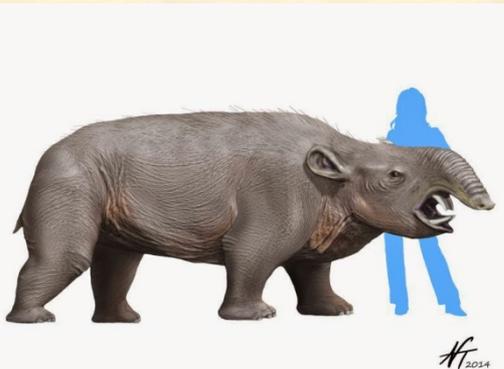
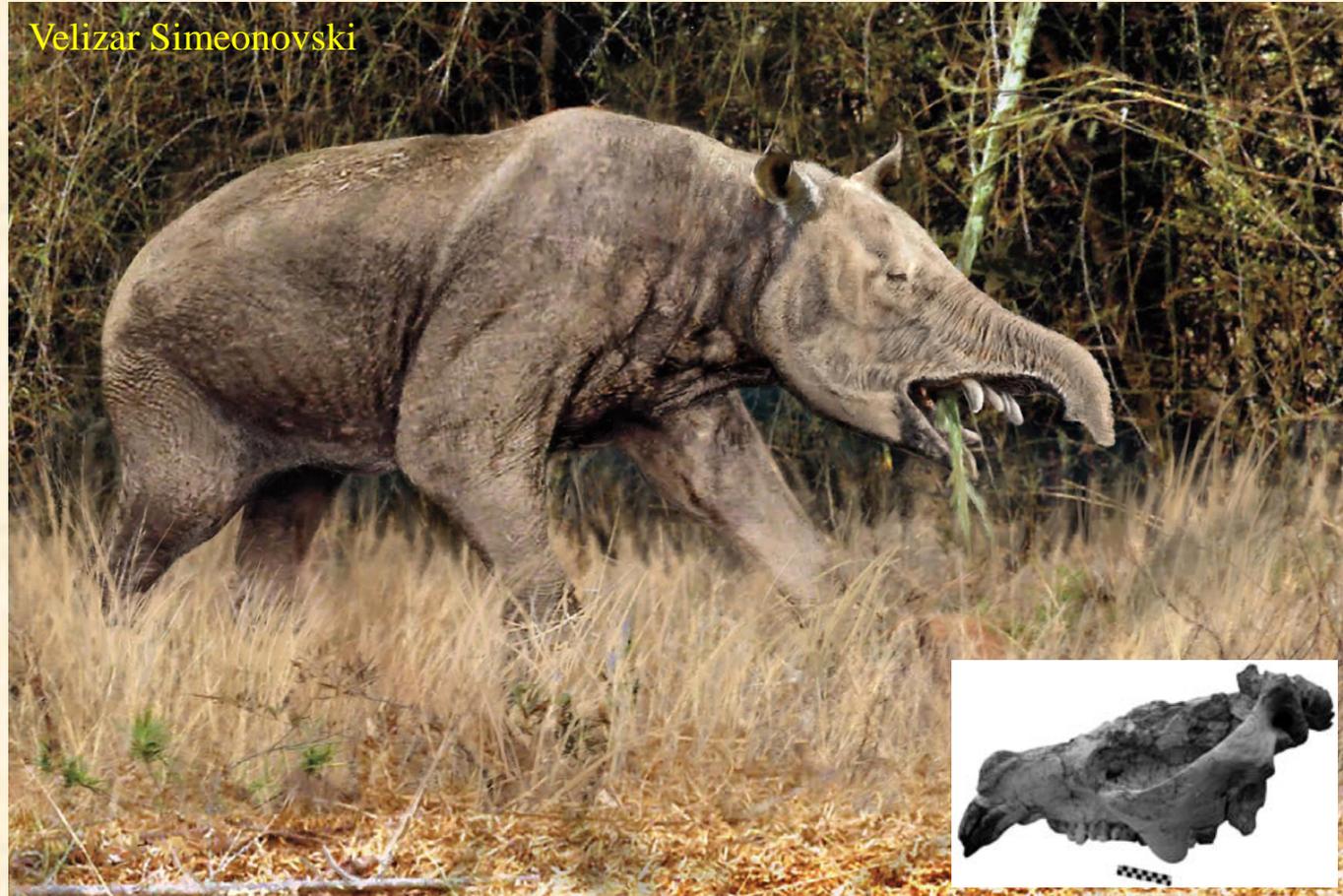
# Meridiungulata: отряд Pyrotheria, эоцен – олигоцен; внешне напоминали ранних хоботных

Эндемичные континентальные  
фауны палеогена и неогена Южного  
полушария: Южная Америка

*Pyrotherium romeroi* Ameghino, 1888,  
ранний олигоцен, 30 млн. л.н.



Velizar Simeonovski



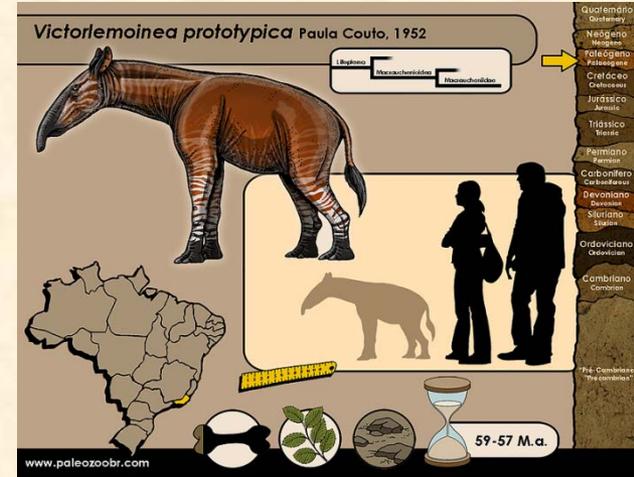
**Meridiungulata: отряд Litopterna, палеоцен – плейстоцен**

**Protolipternidae: *Protolipterna ellipsodontoides* Cifelli, 1983, эоцен (53–50 млн. л.н.) Бразилии; пальцехождение (Bastos, Bergqvist, 2007)**

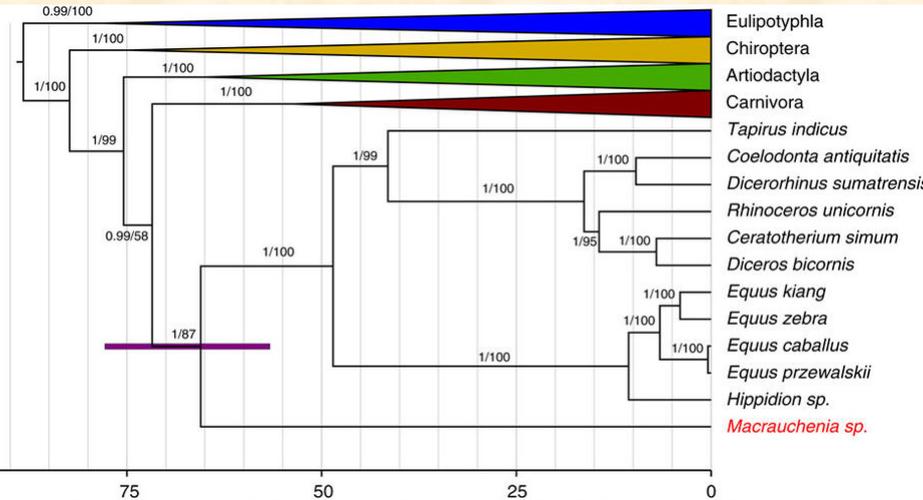


Velizar Simeonovski

**Macraucheniidae: *Victorlemoinea*, поздний палеоцен – средний эоцен Бразилии и Антарктики (о. Симор, или Сеймур)**



**Macrauchenia, поздний миоцен – плейстоцен**



**Палеогенетика**

Westbury M. et al. 2017. A mitogenomic timetree for Darwin’s enigmatic South American mammal *Macrauchenia patachonica*. Nature Communications. 8 (15951). doi:10.1038/ncomms15951.

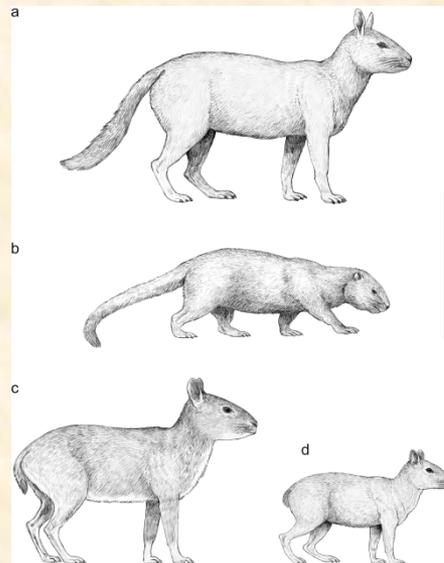
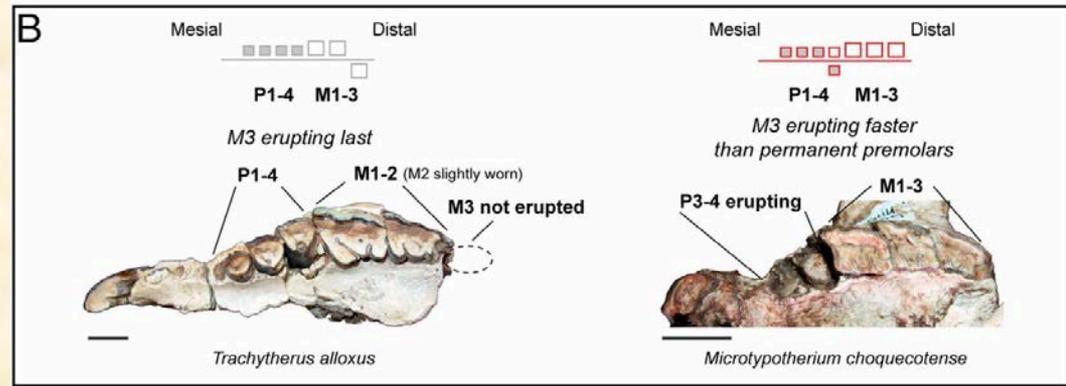
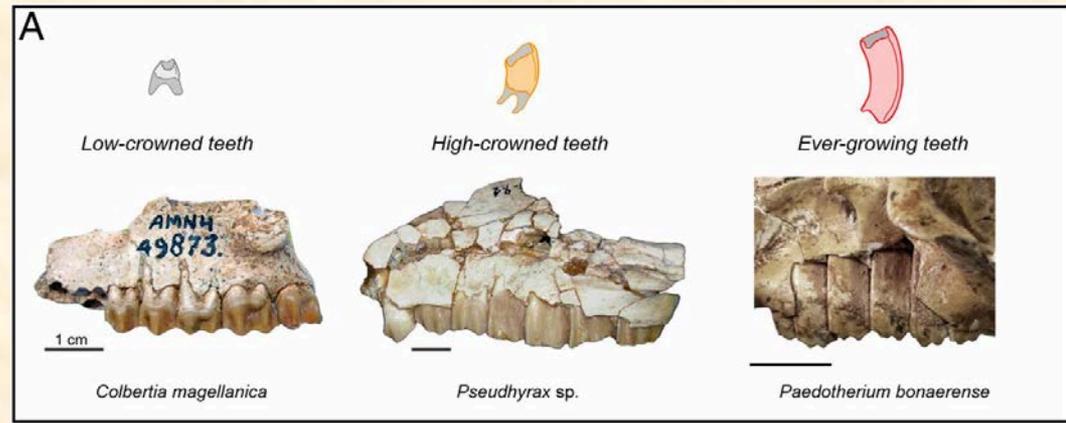
# Meridiungulata: отряд Notoungulata

## Подотряд Turotheria

*Colbertia magellanica* Price et Paula Couto, 1950,  
палеоцен-эоцен



*Pseudhyrax eutrachytheroides* Ameghino, 1901,  
эоцен



a, *Protypotherium australe* (Moreno, 1882);

b, *Interatherium robustum* Ameghino, 1891;

c, *Hegetotherium mirabile* Ameghino, 1887;

d, *Pachyrukhos moyani* Ameghino, 1885.

Масштабная линейка 0.25 м (Cassini et al., 2012).

# Meridiungulata: отряд Notoungulata

## Подотряд Toxodontia

*Thomashuxleya*, ранний эоцен, 46.8–46 млн. л.н.;  
1.3 м, 110 кг

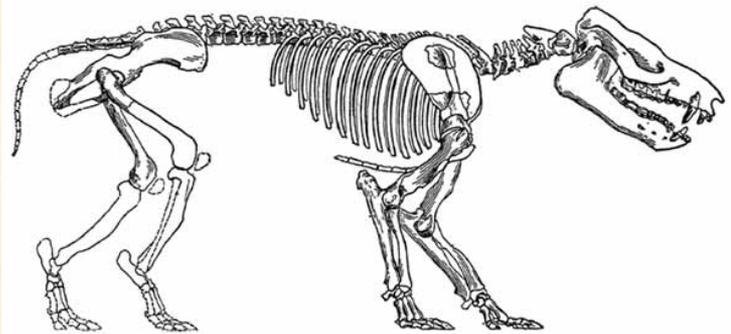
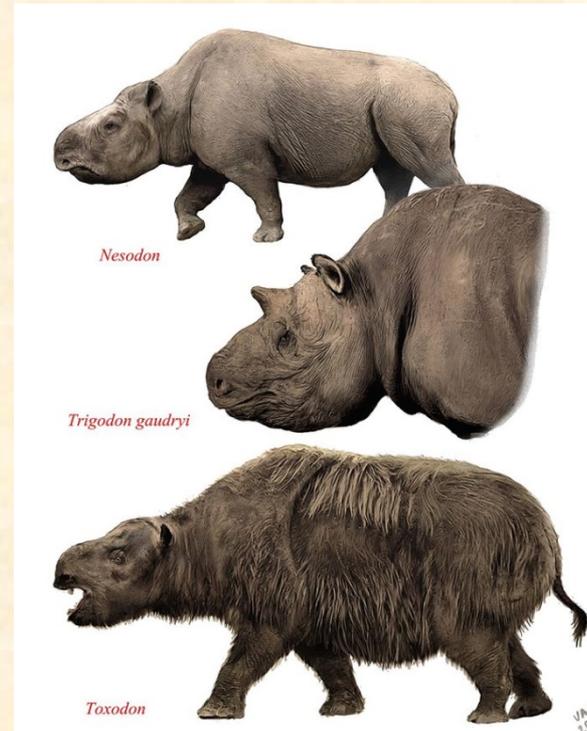


FIG. 35. *Thomashuxleya externa* Ameghino, reconstruction of skeleton. Skull and jaws based principally on A.M.N.H. No. 28698, in part also on A.M.N.H. No. 28447, not associated with postcranial skeleton but of the same species. Shaded parts of postcranial skeleton all from a single individual, A.M.N.H. No. 28905. Unshaded parts with solid outline from specimens of contemporaneous, closely related animals, scaled to size of this individual. Parts shown in broken outline hypothetical.  $\times 1/10$ .

*Anayatherium fortis* Shockey, 2005,  
поздний олигоцен; 2.5 м, 280–370 кг



**Toxodontidae, поздний палеоцен – голоцен**



***Nesodon*: поздний олигоцен – миоцен, высота 1.5 м, вес до 550 кг**

***Trigodon*: поздний миоцен - плиоцен**

***Toxodon*: поздний миоцен – средний голоцен (5 тыс. л.н.), длина 2.5 м, высота 1.5 м, вес до 1.4 т**

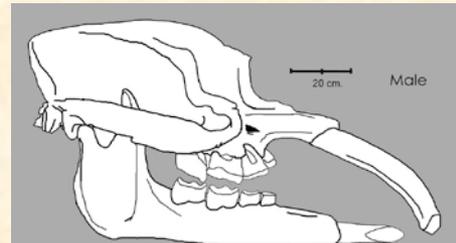
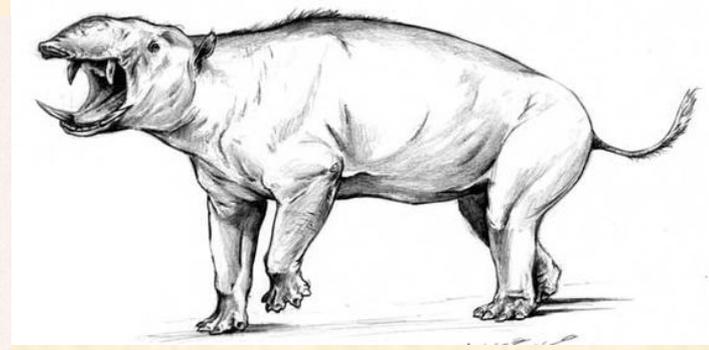
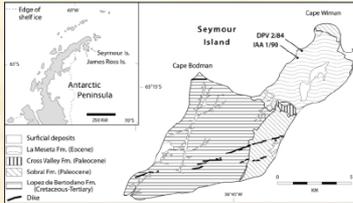
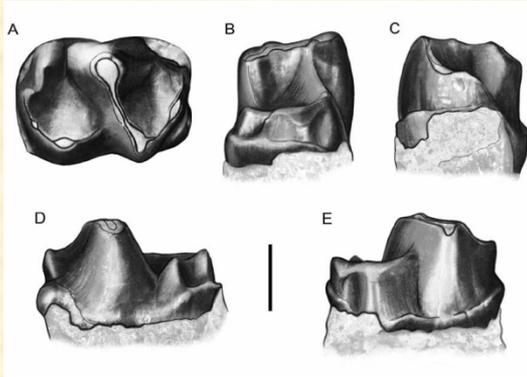


Velizar Simeonovski

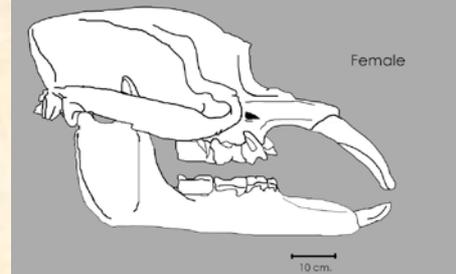
# Meridiungulata: отряд Astrapotheria, поздний палеоцен – миоцен

*Astrapotherium*, ранний – средний миоцен

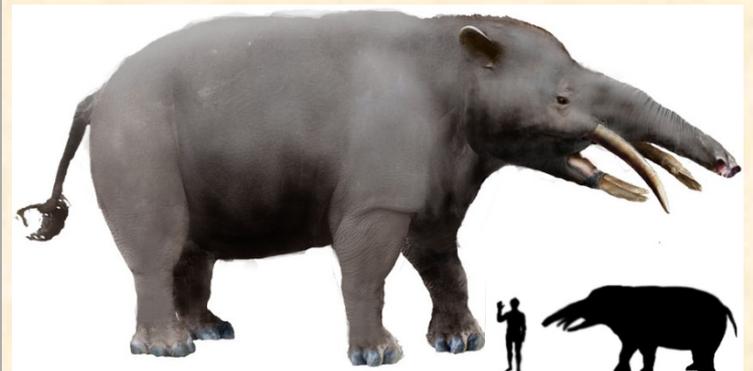
*Antarctodon*, конец раннего эоцена (50–48.6 млн. л.н.), о. Симор (Сеймур), Антарктида



*Granastroptherium snorki* (Johnson & Madden, 1997)

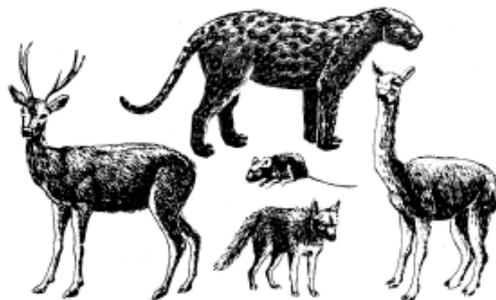


*Granastroptherium*, средний миоцен



Millions of Years Ago

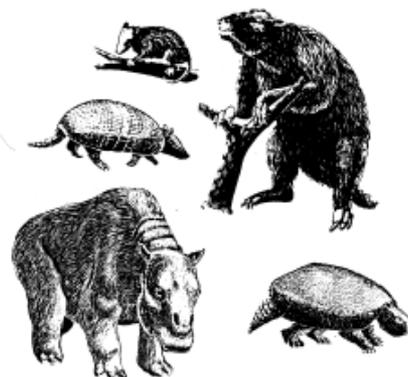
0	<b>Pleistocene</b>	Lujanian
		Ensenadan
		Uquian
		Chapadmalalan
5	<b>Pliocene</b>	Montehermosan
		Huayquerian
10	<b>Miocene</b>	? Mayoan ?
		Laventan
15		Colloncuran
		Santacrucian
20		? Colhuehuapian ?
25	<b>Oligocene</b>	Deseadan
30		
35		New LMA ('Tinguirirican')
40	<b>Eocene</b>	? Divisaderan ?
45		? Mustersan ?
50		? Casamayoran ?
55	<b>Paleocene</b>	Riochican
		Itaboraian
60		'Peligran'
		? Tiupampian ?
65		



Stratum 3: Northern invaders and the great American interchange



Stratum 2: Monkeys and rodents arrive, modernization of ancient lineages



Stratum 1: Archaic South American mammals

Во второй половине эоцена в Южную Америку проникли приматы и грызуны

**Primates, Platyrrhini: *Branisella boliviana* Hoffstetter, 1969, поздний олигоцен, 26 млн. л.н.**



**Rodentia, Caviomorpha: *Andemys termasi* Bertrand et al., 2012, ранний олигоцен Чили**

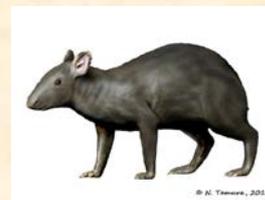
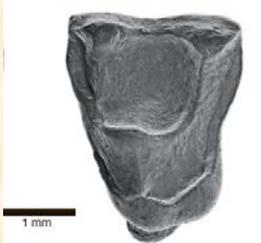
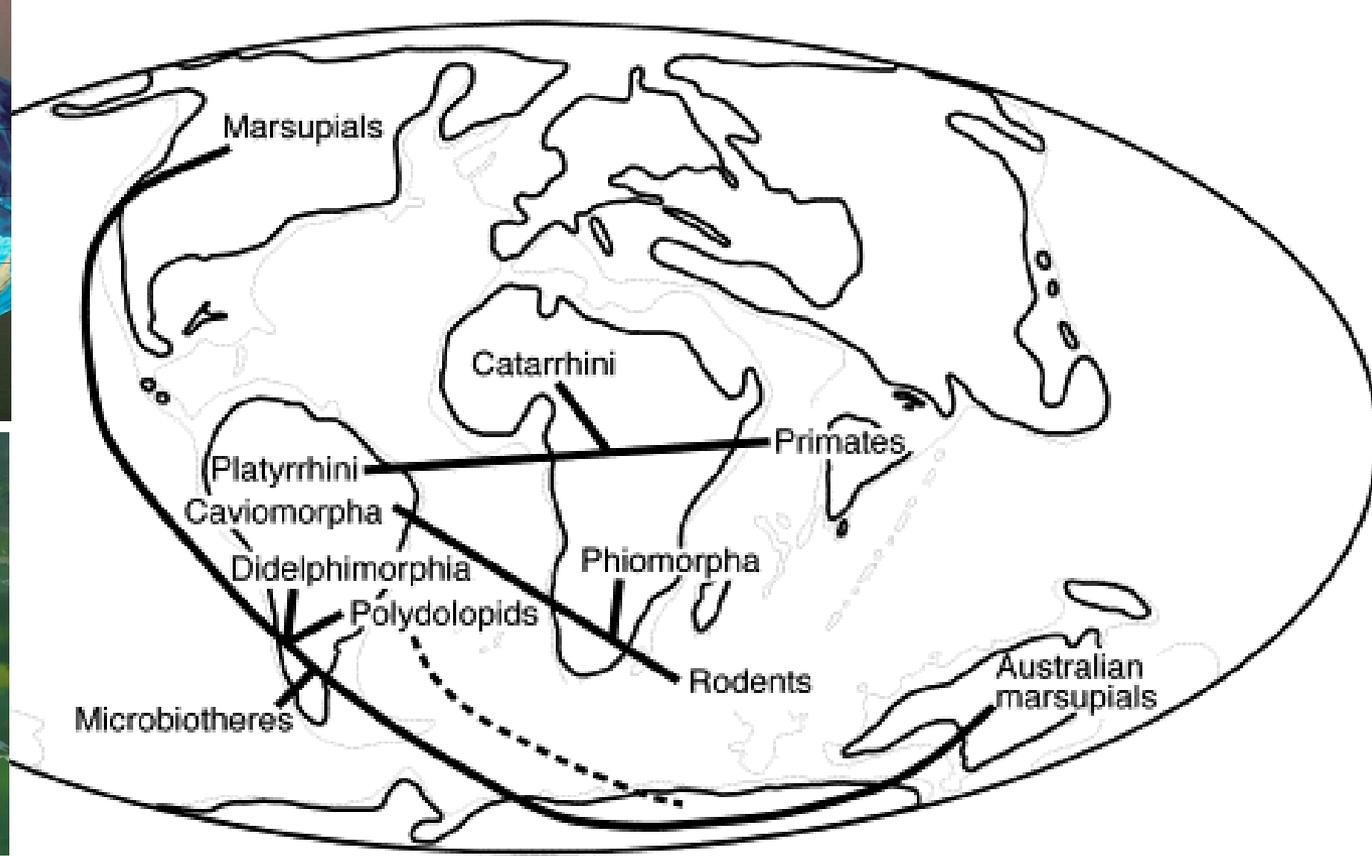
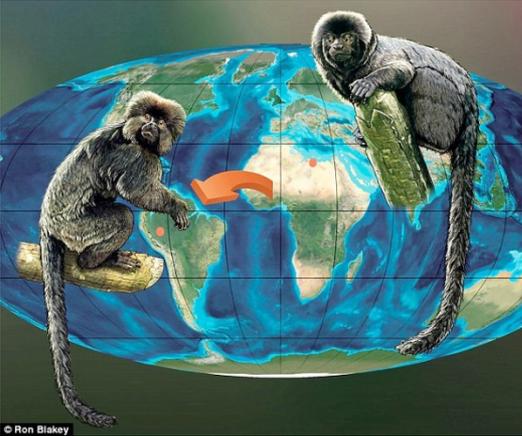


Fig. 1. Timescale of South American Land Mammal Ages (SALMA), with pictorial representation of the timespans, major events and representative faunal composition of Simpson's '3-stratum' concept of Cenozoic mammalian evolution in South America. (Chronology from Ref. 18.)

По данным молекулярной генетики, все разнообразие американских обезьян произошло от чрезвычайно маленькой популяции – в минимальном случае это могла быть единственная беременная самка. Источник миграции: западная Африка. Способ миграции: рафтинг (дрейф на вынесенных реками в океан естественных плотках и «плавучих островах»).

Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена  
Южного полушария:  
Южная Америка

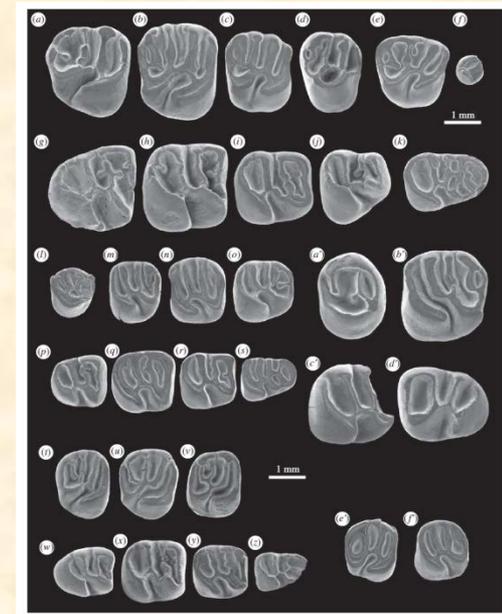
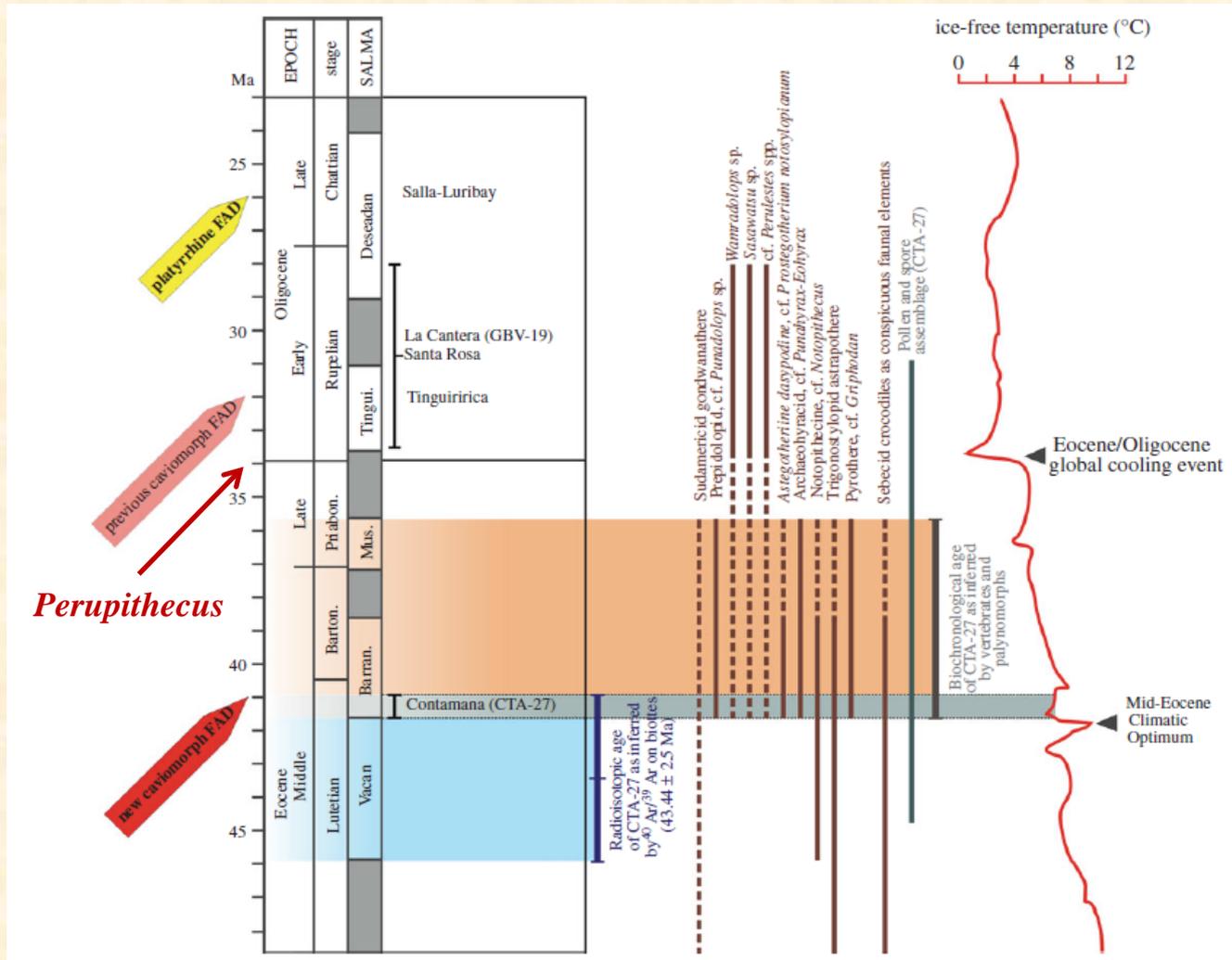


*Perupithecus ucayaliensis* и gen. indet., конец эоцена

**Bond et al. 2015.** Eocene primates of South America and the African origins of New World monkeys. Nature. doi/10.1038/nature14120

# Древнейшие находки грызунов в Южной Америке на 7 млн. лет древнее самых ранних южноамериканских обезьян (*Perupithecus*)

**Rodentia, Caviomorpha, конец среднего эоцена, 41 млн. л.н.**

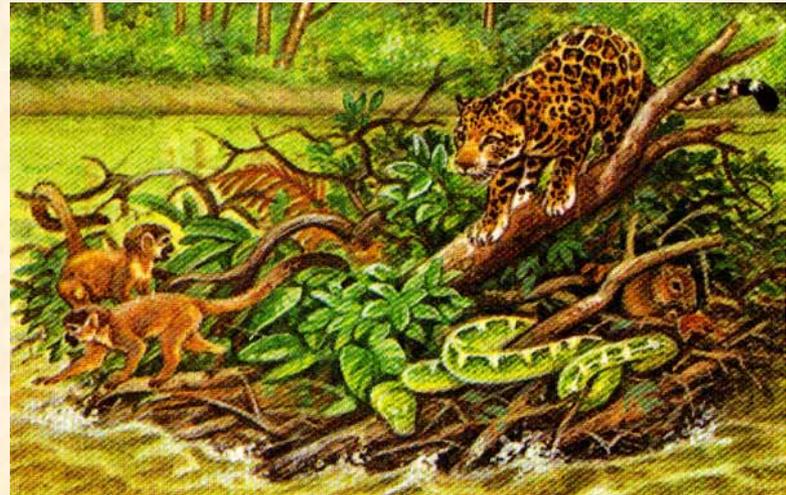
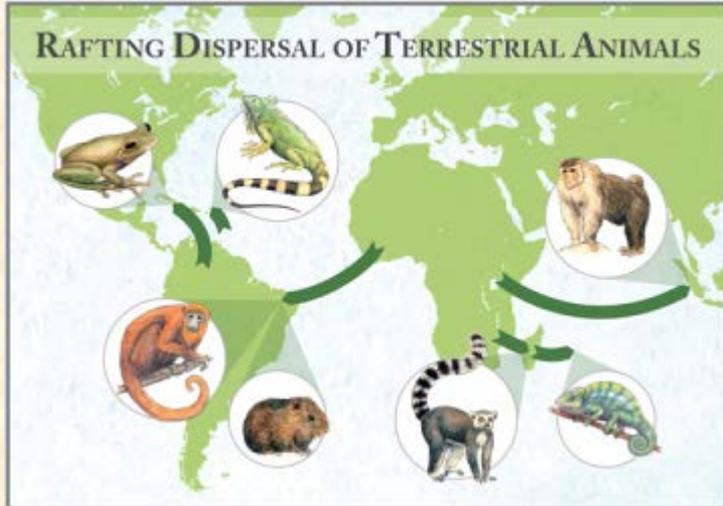
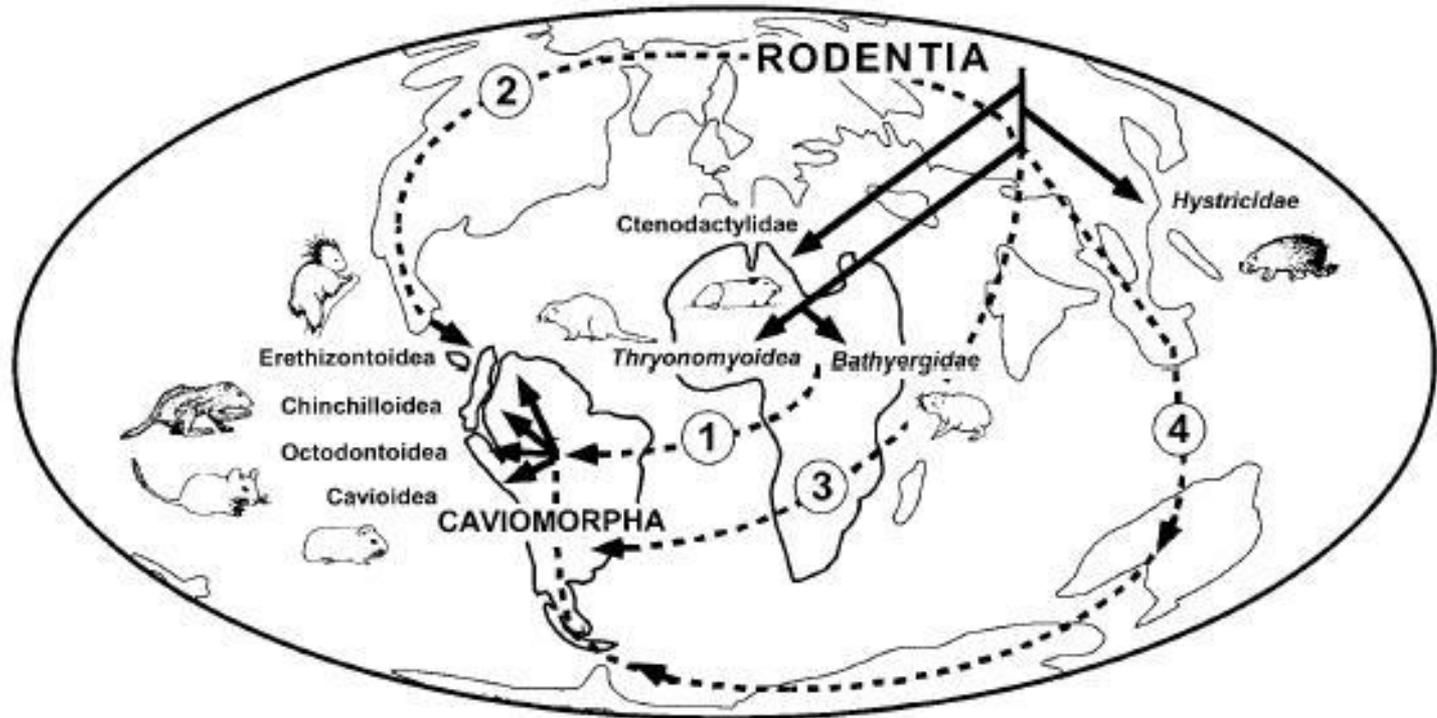


(a–k) *Cachiycuy contamanensis*;  
 (l–s) *Cachiycuy kummeli*;  
 (t–z) *Canaanimys maquiensis*

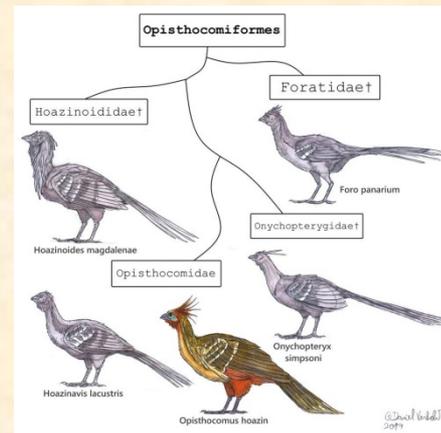


*Canaanimys maquiensis*

**Возможные пути миграций наземных позвоночных с помощью рафтинга (дрейфа на вынесенных реками в океан естественных плотках и «плавучих островах»)**



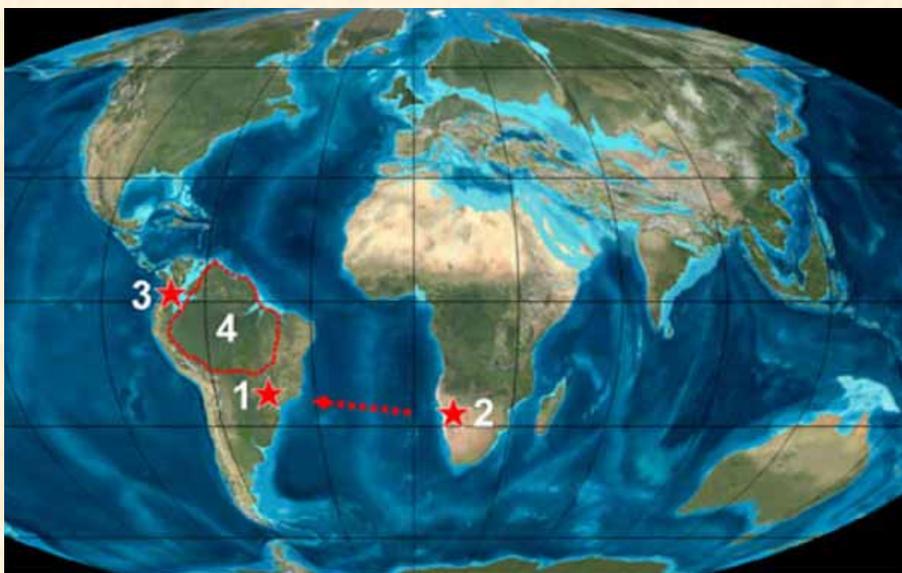
# Гоацинообразные птицы *Opisthocomiformes*



Эндемичные  
континентальные  
фауны палеогена и  
неогена Южного  
полушария:  
Южная Америка

*Hoazinavis lacustris*, рубеж олигоцена и  
миоцена (24–22 млн. л.н., Бразилия)

*Namibiavis senutae*, конец раннего миоцена  
(17.5–17 млн. л.н.) Намибии



Mayr G., Alvarenga H., Mourer-Chauvire C. 2011. Out of Africa: fossils shed light on the origin of the hoatzin, an iconic Neotropic bird. *Naturwissenschaften*. DOI:10.1007/s00114-011-0849-1





VAS  
2011

**Сумчатый саблезубый тигр *Thylacosmilus atrox*, 9–3 млн. л.н., Южная Америка**

Velizar Simeonovski



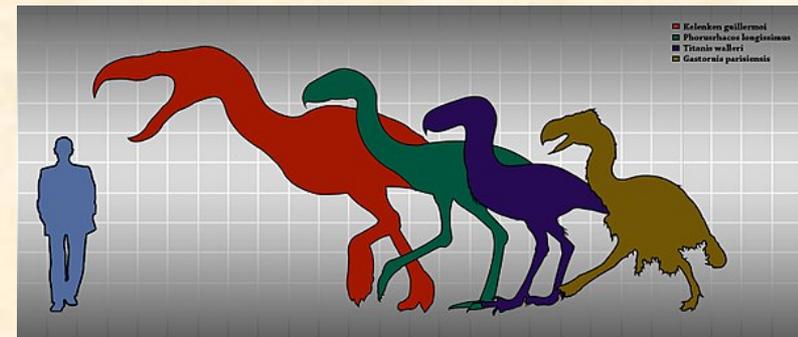
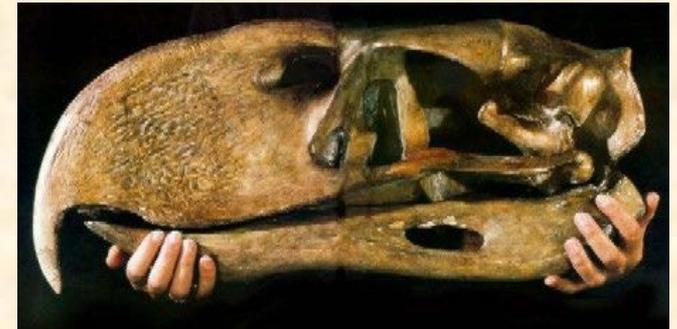
Саблезубая кошка *Smilodon* и гигантский ленивец *Megatherium* с детенышем, плейстоцен Южной Америки



**Американский лев *Panthera leo atrox*, саблезубая кошка *Smilodon*, пекари *Tayassuidae* и гигантский ленивец *Megatherium* (на заднем плане), плейстоцен Северной Америки**

Эндемичные континентальные фауны  
палеогена и неогена Южного полушария:  
Южная Америка

Гигантская хищная птица форорак  
титанис *Titanis walleri* Brodkorb, 1963  
(Phorusrhacidae), высота 2.5 м, вес до  
150 кг, 1.8 млн. л.н., Северная Америка  
(Флорида, Техас)



Кошка *Felis rexroadensis* (Stephens,  
1959), 1.8 млн. л.н., Северная Америка

Velizar Simeonovski

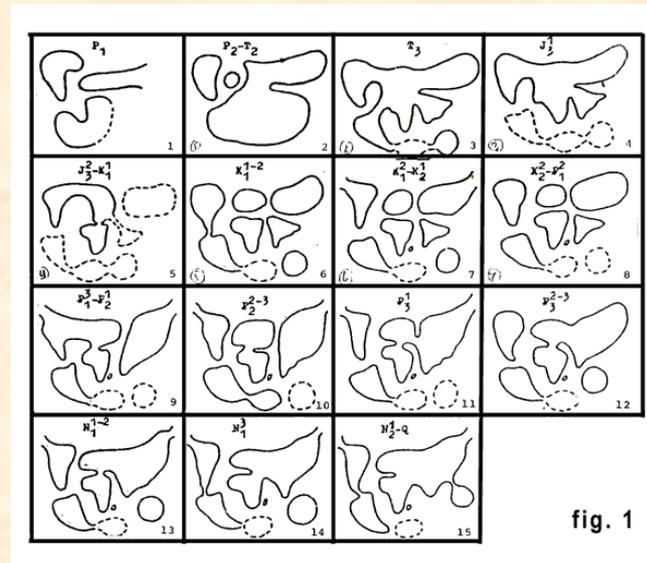


Нотоунгулят *Mixotoxodon* и американский лев *Panthera leo atrox*, плейстоцен Северной Америки Velizar Simeonovski

Отряды млекопитающих в Южной Америке

Палеоцен – конец среднего эоцена (~ 65-41 млн. л.н.)	Конец среднего эоцена – поздний миоцен (~ 41–7 млн. л.н.)	Поздний миоцен – плейстоцен (~ 7–0.012 млн. л.н.)
†Gondwanatheria	†Gondwanatheria	(†)
<b>Metatheria</b>	<b>Metatheria</b>	<b>Metatheria</b>
<b>Cingulata</b>	<b>Cingulata Pilosa</b>	<b>Cingulata Pilosa</b>
Dermoptera Primates  Rodentia	Dermoptera <b>Primates</b> Scandentia <b>Rodentia</b> Lagomorpha	Dermoptera <b>Primates</b> Scandentia <b>Rodentia</b> <b>Lagomorpha</b>
Lipotyphla †Pantodonta †Meridiungulata  Artiodactyla  Carnivora	Lipotyphla (†) †Meridiungulata <b>Chiroptera</b> Perissodactyla Artiodactyla <b>Cetacea</b> <b>Carnivora</b> Pholidota	<b>Lipotyphla</b>  †Meridiungulata (†) <b>Chiroptera</b> <b>Perissodactyla</b> <b>Artiodactyla</b> <b>Cetacea</b> <b>Carnivora</b> Pholidota
Proboscidea	Proboscidea <b>Sirenia</b> Hyracoidea Macroscelidea	<b>Proboscidea</b> <b>Sirenia</b> Hyracoidea Macroscelidea

белым шрифтом выделены отсутствующие на континенте отряды, знаком † перед названием отмечены вымершие отряды, знак (†) означает вымирание указанной группы на данном временном интервале



- Фауны палеогена Северного полушария.

- Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена Южного полушария: южноамериканская (сумчатые, неполнозубые, южные копытные, затем также кавиоморфные грызуны и широконосые обезьяны), африканская (хоботные, даманы и др.), мадагаскарская (лемуры, тенреки и др.), австралийская (однопроходные, сумчатые).

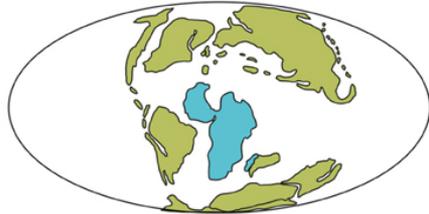
- Данные по Антарктиде и Индии.

- Миграции неогена: фаунистические обмены между Африкой и Евразией, Евразией и Северной Америкой в миоцене, Северной Америкой и Южной Америкой в плиоцене.

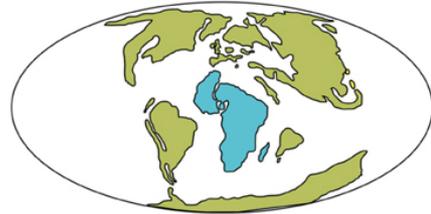
- Четвертичный период.

## Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена Южного полушария: Африка

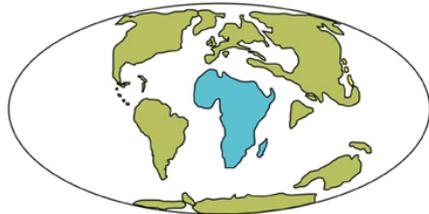
Изолированное положение Африки после распада Гондваны обеспечивало существенный эндемизм ее наземной фауны с мела до миоцена (хоботные, даманы, прыгунчики, трубкозубы, африканские насекомоядные). Ограниченные двусторонние фаунистические миграции имели место в позднем мелу (Европа), палеоцене (Европа) и позднем эоцене (Евразия).



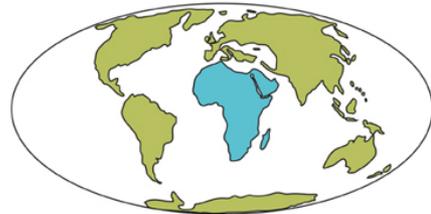
94 Ma  
Cretaceous



65-60 Ma  
Paleocene

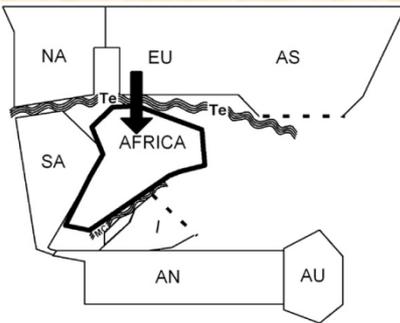


51-40 Ma  
Eocene

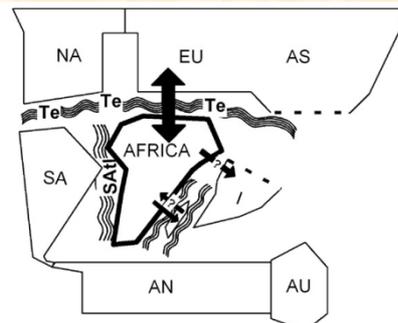


14 Ma  
Miocene

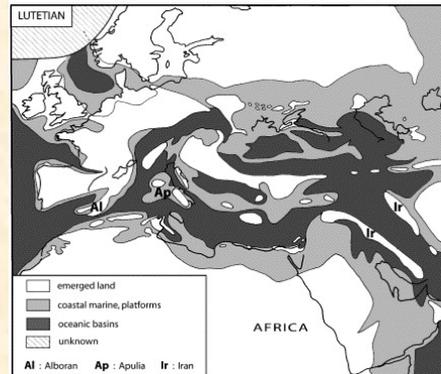
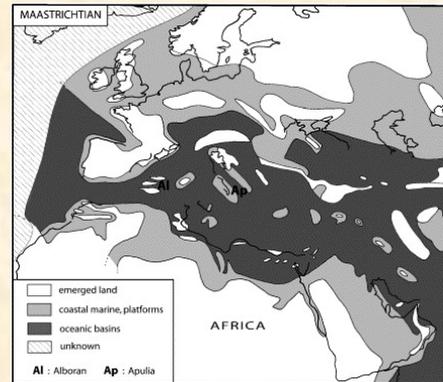
<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2015.00154/full>



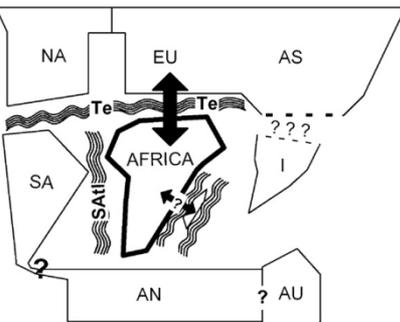
Latest Jurassic, Earliest Cretaceous



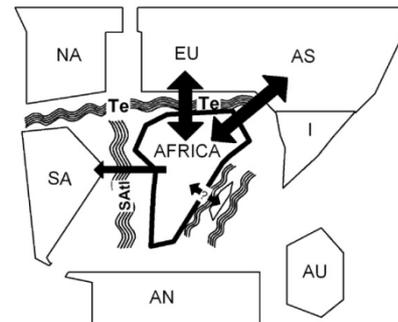
Late Cretaceous



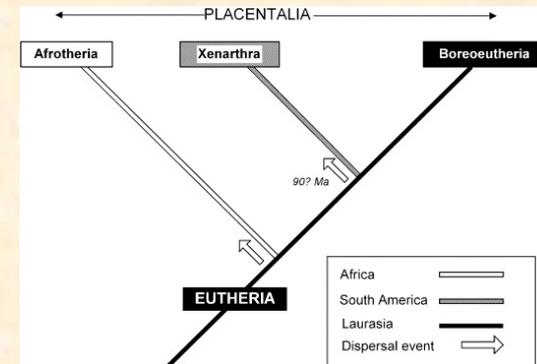
**Gheerbrant E., Rage J.-C. 2006.**  
Paleobiogeography of Africa: how distinct from Gondwana and Laurasia? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 241 (2006) 224–246;  
<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0031018206001696>



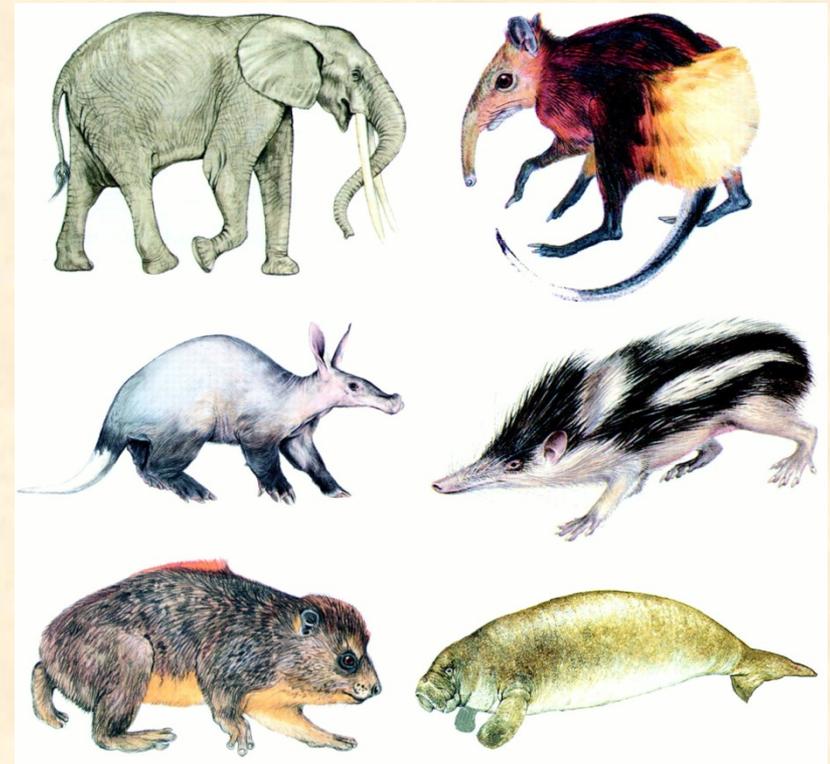
Paleocene



Late Eocene

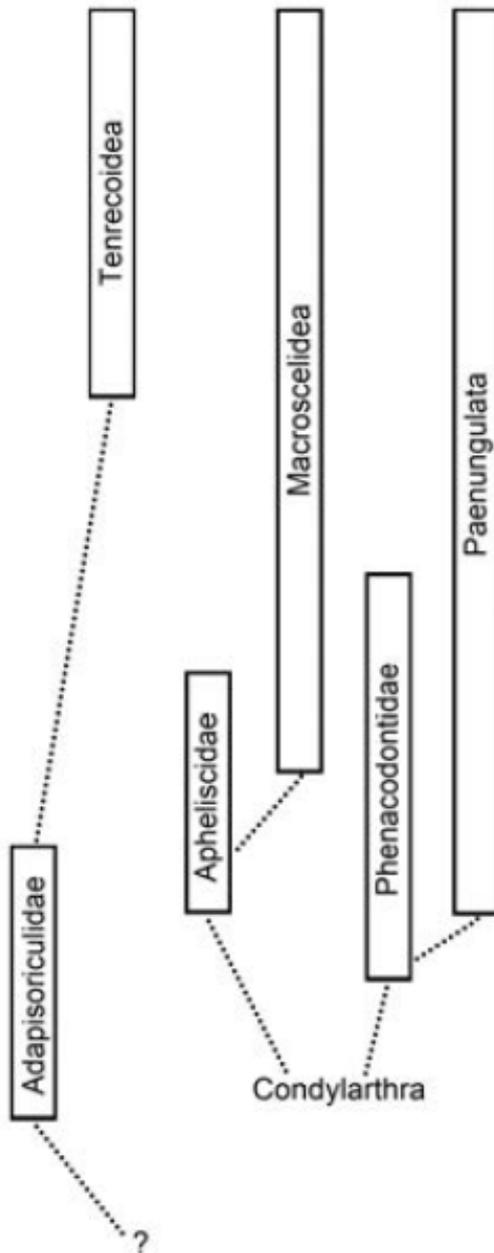


Вероятное происхождение основных групп Afrotheria (Averianov, Lopatin, 2016)



Averianov A.O., Lopatin A.V. 2016. Fossils and monophyly of Afrotheria: a review of the current data. Archives Zool. Museum Lomonosov Moscow State Univ. V. 54. P. 146–160.

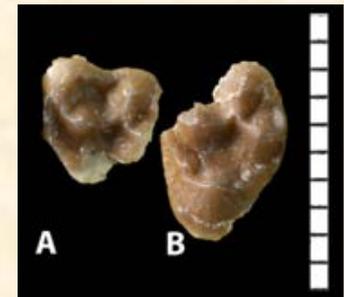
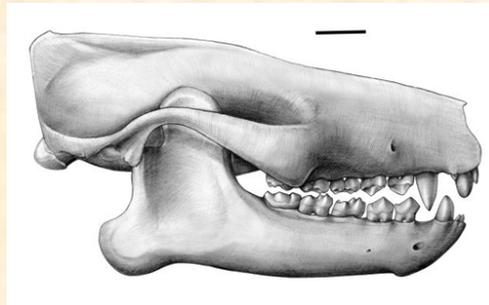
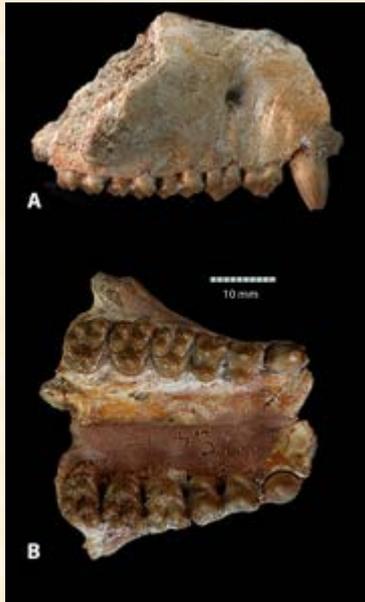
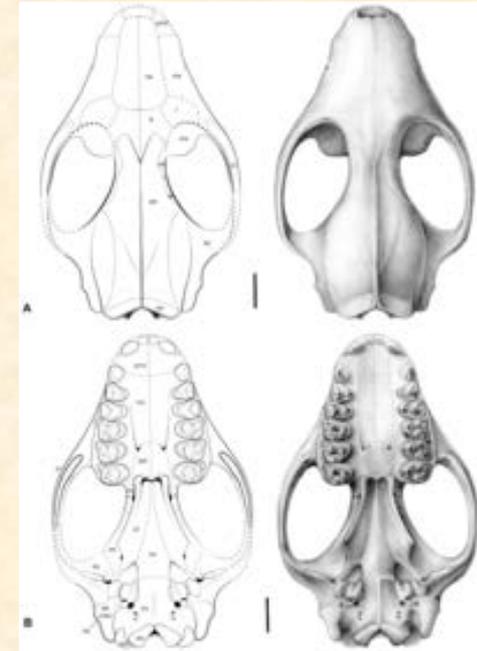
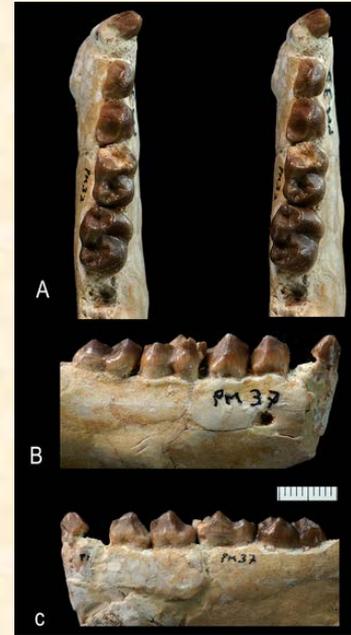
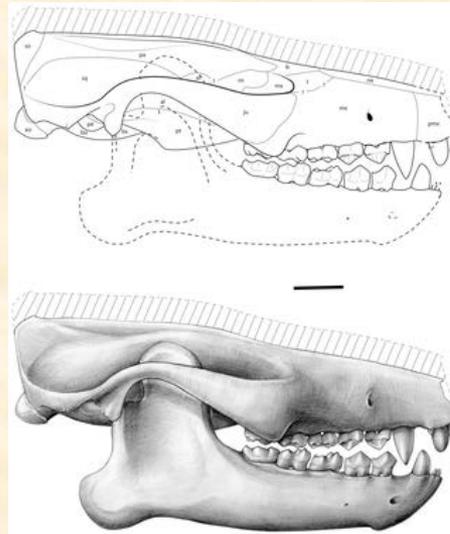
AGE (Ma)	Period	Epoch	Stage	AGE (Ma)
23.03	Paleogene	Oligocene	L Chattian	23.03
28.4			E Rupelian	28.4
33.9		Eocene	L Priabonian	33.9
37.2			Bartonian	37.2
40.4			M Lutetian	40.4
48.6			E Ypresian	48.6
55.8		Paleocene	L Thanetian	55.8
58.7			M Selandian	58.7
61.7			E Danian	61.7
65.5		Cretaceous	Late	Maastrichtian
70.6	Campanian			70.6
83.5	Santonian			83.5
85.8	Coniacian			85.8
89.3	Turonian			89.3
93.5	Cenomanian			93.5
95				



**?Paenungulata, Osepeiidae:**

*Osepeia daouiensis* Gheerbrant et Sudre, 2001,  
палеоцен (~ 61–57 млн. л.н.), Марокко

**"Африканские кондилартры cf. Phenacodonta"  
(Gheerbrant et al., 2001)**



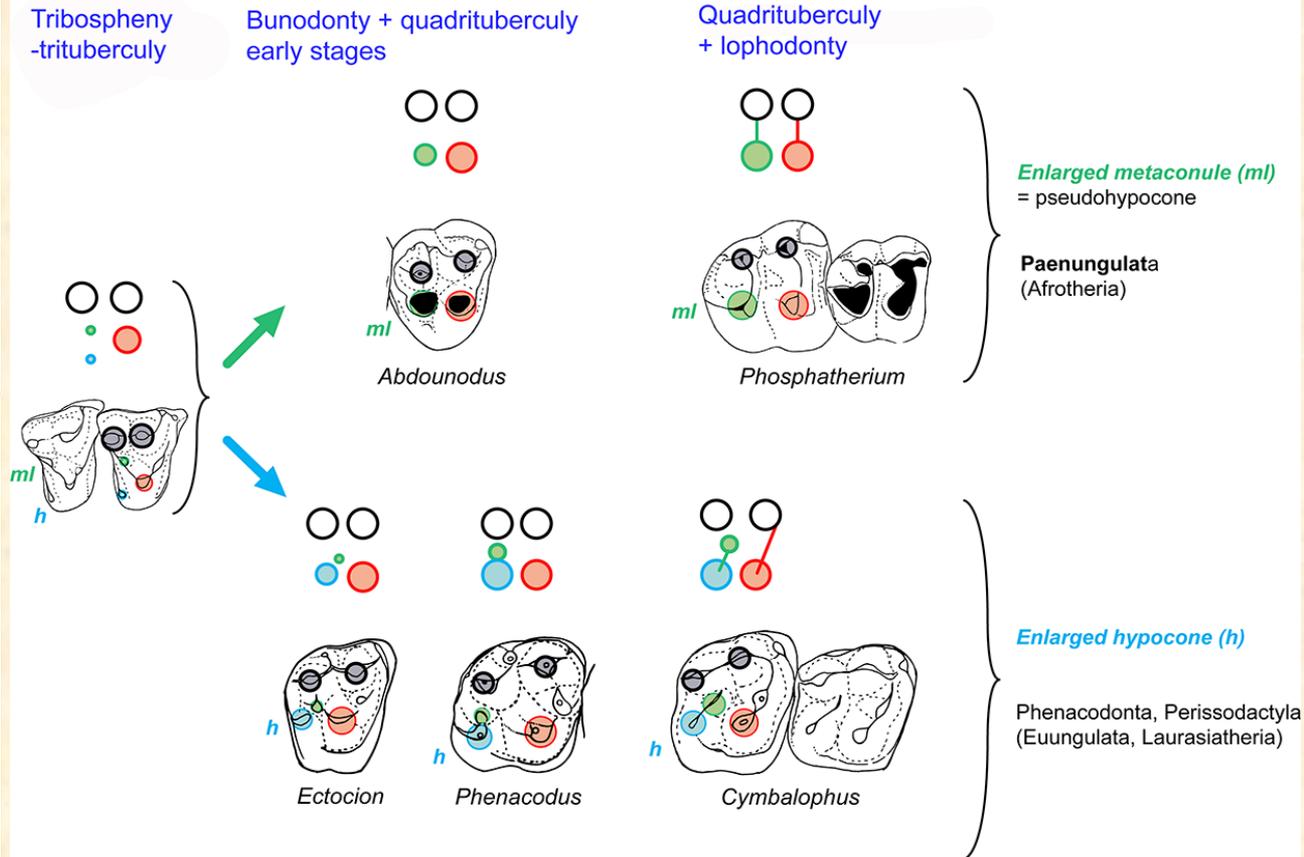
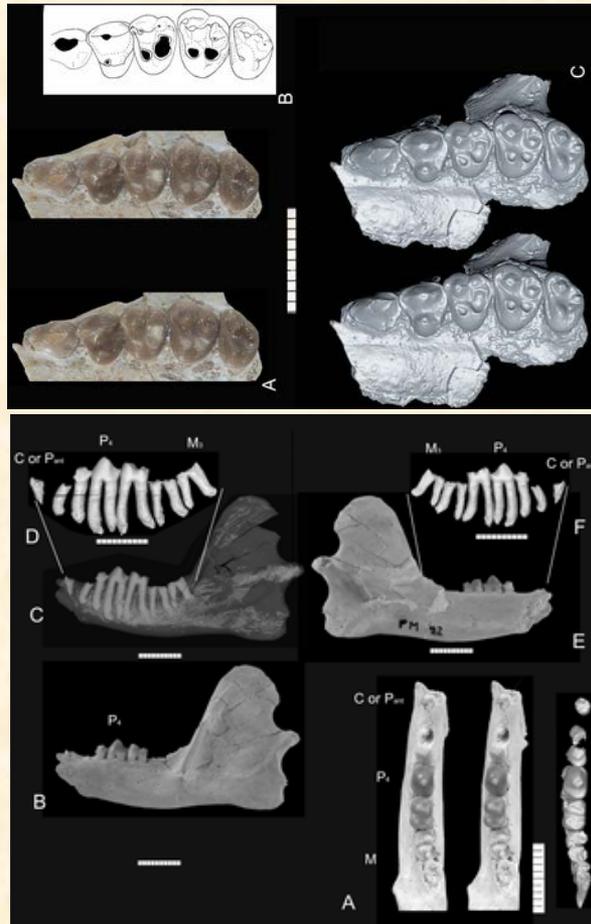
**Gheerbrant E., Amaghazaz M., Bouya B., Goussard F., Letenneur C. 2014. *Osepeia* (Middle Paleocene of Morocco): the oldest skull of an afrotherian mammal. PLoS ONE 9(2): e89739. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089739>**

# Paenungulatomorpha

(Paenungulata + Ocepeiidae + *Abdounodus*):

"Африканские кондилартры cf. *Mioclaenidae*  
(*Bulbulodentata*)" (Gheerbrant et al., 2001)

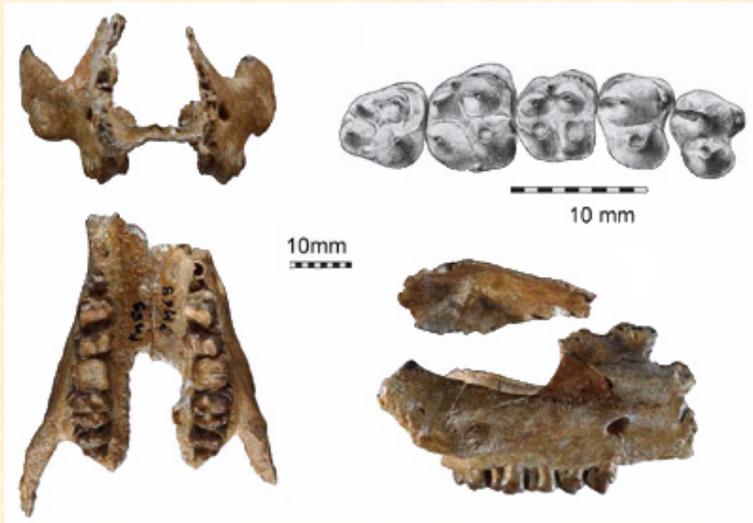
*Abdounodus hamdii* Gheerbrant et Sudre, 2001, палеоцен (~ 61–57 млн. л.н.), Марокко



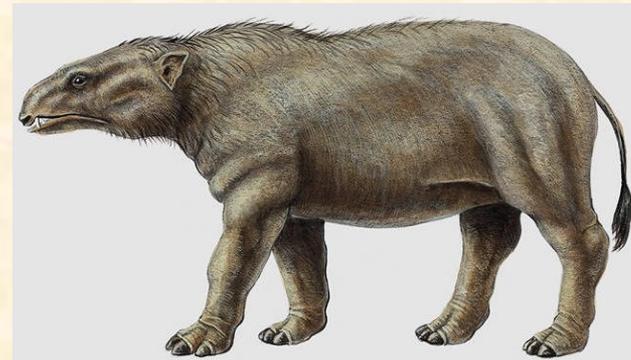
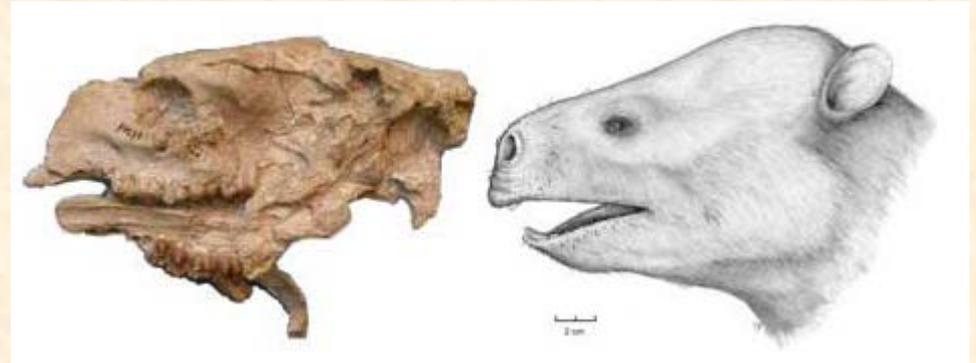
Gheerbrant E., Filippo A., Schmitt A. 2016. Convergence of afrotherian and laurasiatherian ungulate-like mammals: first morphological evidence from the Paleocene of Morocco. PLoS ONE 11(7): e0157556. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157556>

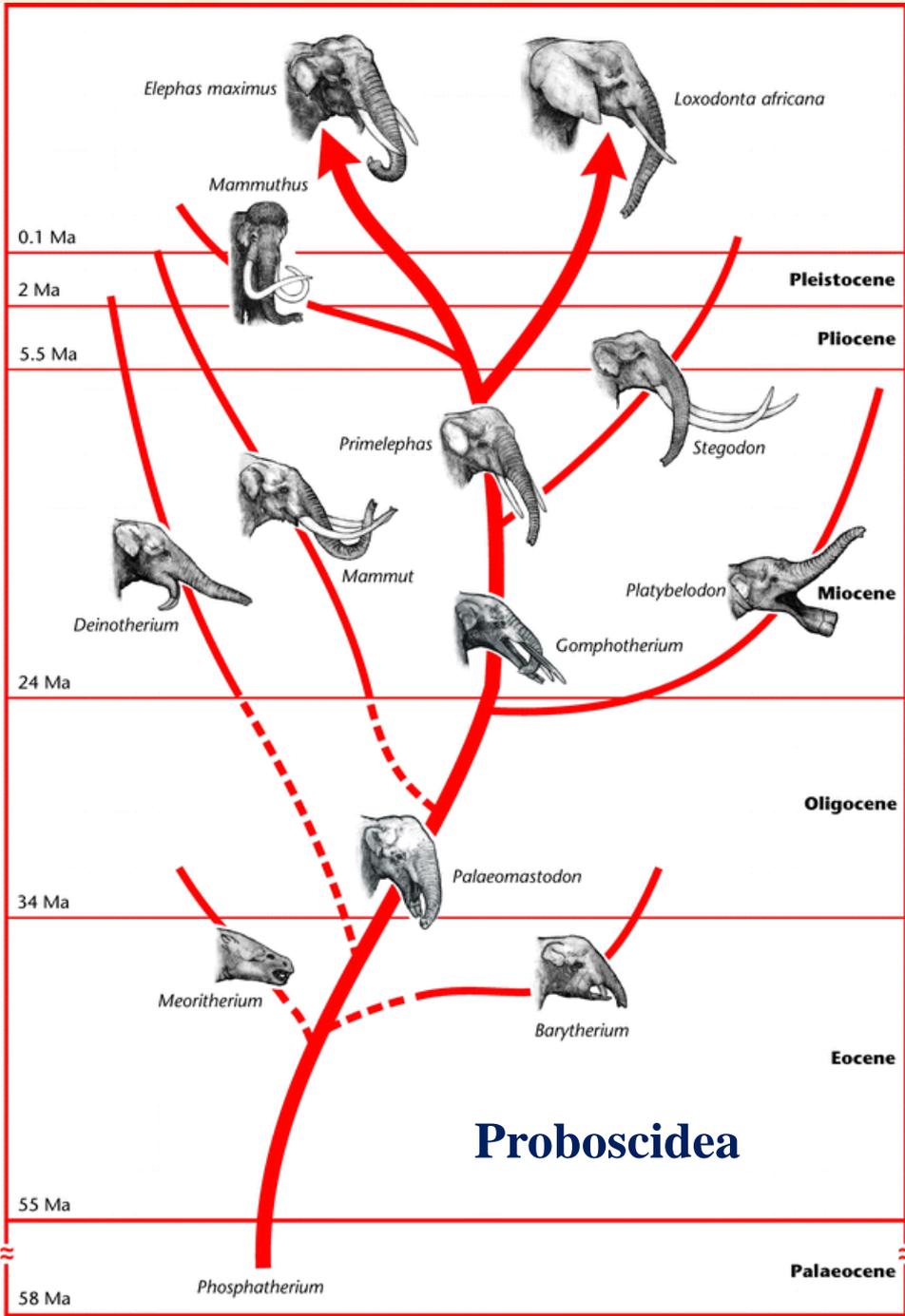
## Proboscidea: хоботные

*Eritherium azzouzorum* Gheerbrant,  
2009, палеоцен (60 млн. л.н.) Марокко;  
20 см в холке, вес 5-6 кг

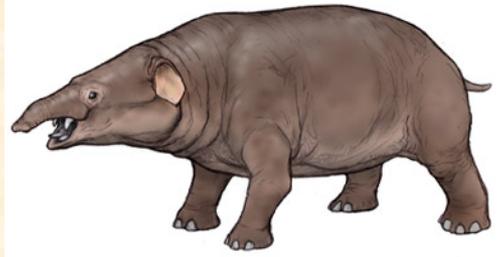


*Phosphatherium escuilliei* Gheerbrant et al., 1996,  
поздний палеоцен (~ 56 млн. л.н.) Марокко; длина  
тела 60 см, вес 15 кг

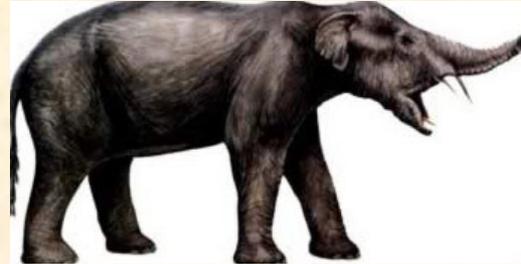




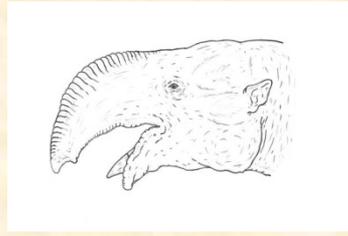
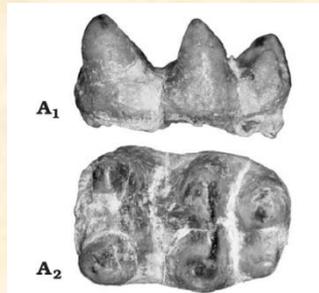
***Barytherium*, поздний эоцен – ранний олигоцен; высота 2 м, вес до 2 т**



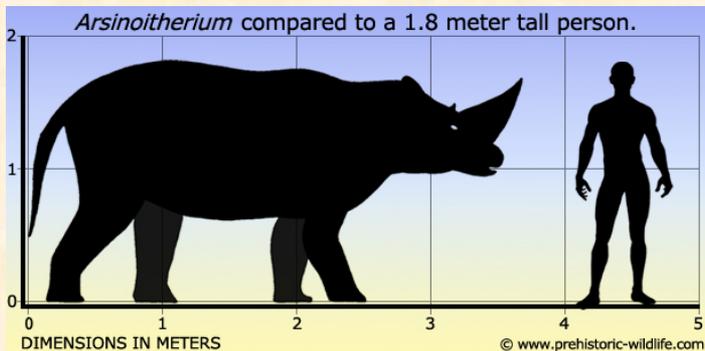
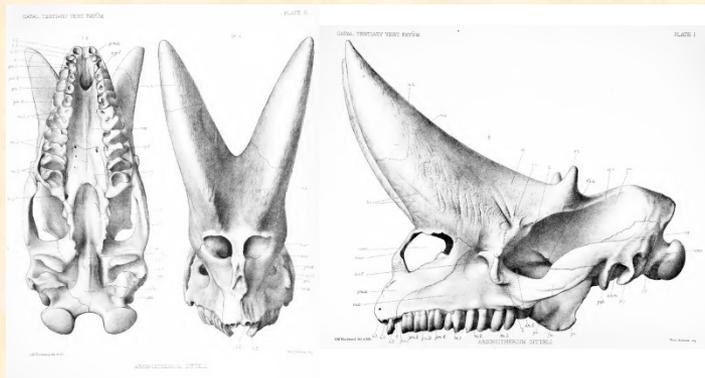
***Palaeomastodon*, поздний эоцен – ранний олигоцен; высота 2.2 м, вес до 2.5 т**



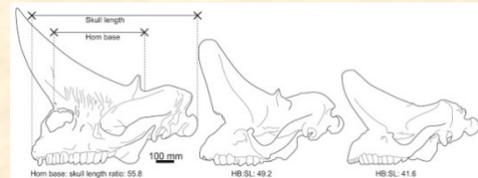
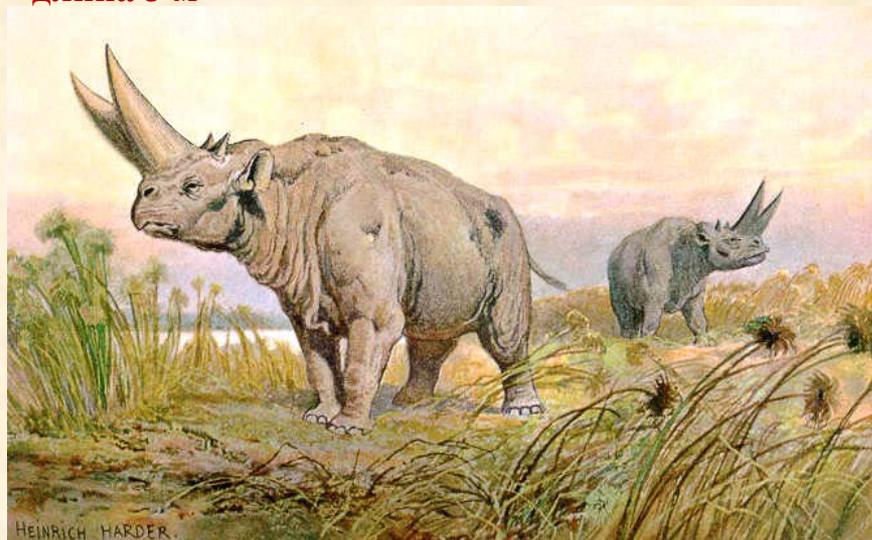
***Chilgatherium*, поздний олигоцен; высота 2 м, вес до 1.5 т**



**Embrithoroda, средний эоцен – олигоцен  
Африки и Евразии (*Crivadiatherium*: Румыния;  
*Hypsamasia*, *Palaeoamasia*: Турция)**



***Arsinoitherium*, поздний эоцен – олигоцен Африки;  
длина 3 м**



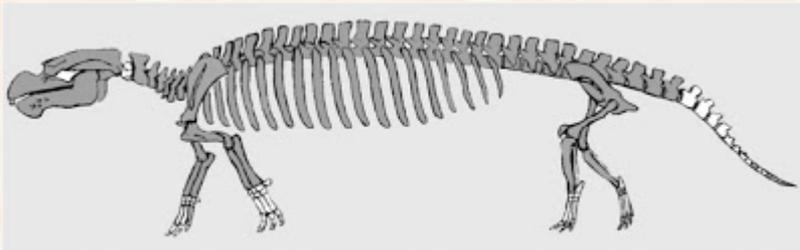
<http://markwitton-com.blogspot.ru/2017/09/the-horns-of-arsinoitherium-covered-in.html>



# Sirenia: сиреновые

## Prorastomidae, наземные сирены

*Pezosiren portelli* Domning, 2001, ранний эоцен (~50 млн. л.н.) Ямайки



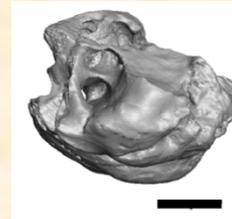
*Prorastomus sirenoides* Owen, 1855, эоцен (~48 млн. л.н.) Ямайки; длина тела 1.5 м



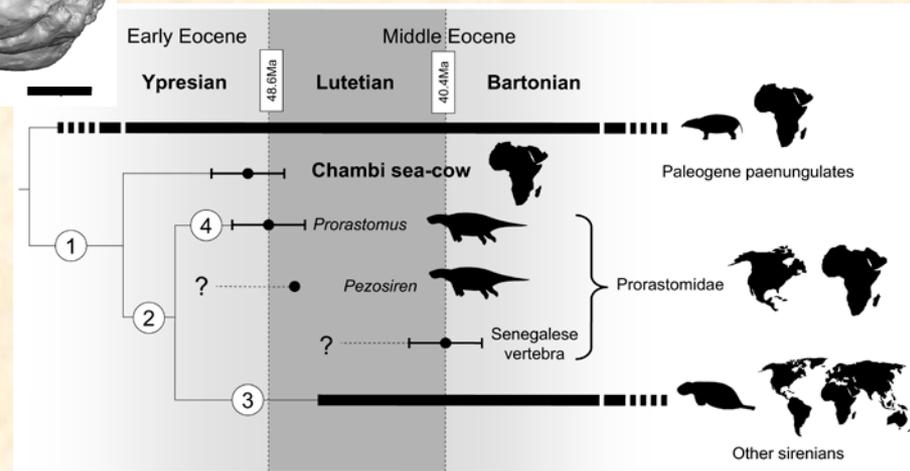
Protosirenidae, полуводные сирены с задними конечностями: *Protosiren*, 5 видов, средний эоцен Северной Америки, Европы, Египта, Индии, Пакистана



FIG. 2.—Photograph of holotype cranium and mandible of *Protosiren amhar*, CDM 42291, in lateral.



Каменистая кость черепа *Sirenia* из эоцена Туниса (~49 млн. л.н.)



**Benoit J. et al. 2013.** Cranial remain from Tunisia provides new clues for the origin and evolution of Sirenia (Mammalia, Afrotheria) in Africa. PLOS One. doi.org/10.1371/journal.pone.0054307

**Hyracoidea:  
даманы**



*Procavia*



*Heterohyrax*

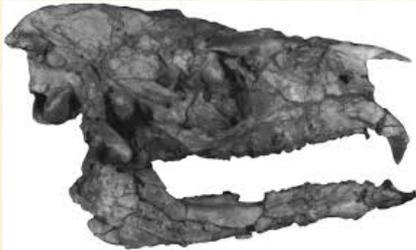


*Dendrohyrax*

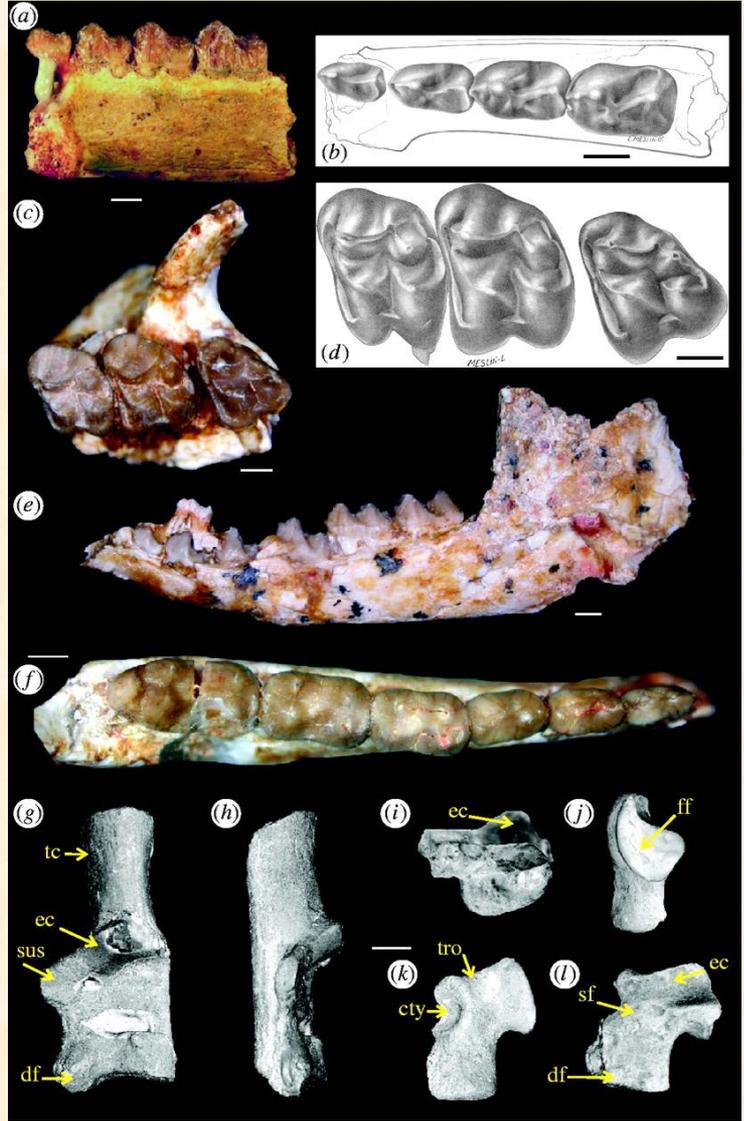


*Procavia capensis*

*Antilohyrax pectidens* Rasmussen et Simons, 2000, поздний эоцен Египта; 35 кг



*Microhyrax lavocati* Sudre, 1979, ранний-средний эоцен Алжира; 3 кг  
Tabuce R. et al. 2007. Early Tertiary mammals from North Africa reinforce the molecular Afrotheria clade. Proc. R. Soc. B. 274: 1159–1166.



# Macroscelidea: прыгунчики

*Rhynchocyon*



*Elephantulus*

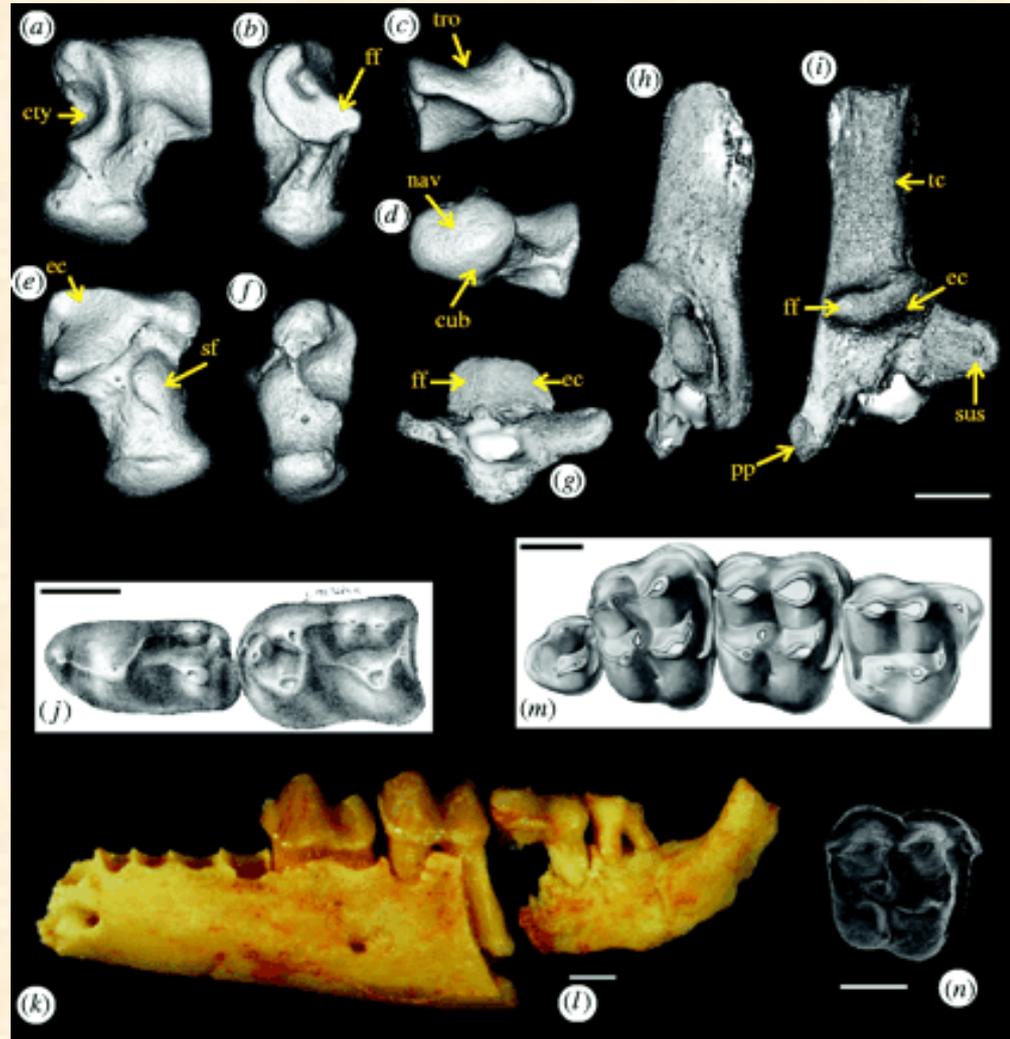


*Rhynchocyon*

*Elephantulus*

*Chambius kasserinensis* Hartenberger, 1986, ранний эоцен  
Туниса (Chambi); вес 13 г

Tabuce R. et al. 2007. Early Tertiary mammals from North Africa  
reinforce the molecular Afrotheria clade. Proc. R. Soc. B. 274:  
1159–1166.



Обыкновенный тенрек  
*Tenrec ecaudatus*



Длиннохвостый тенрек  
*Microgale longicaudata*



Рисовый тенрек *Oryzoryctes* sp.



## Тенрековые - Tenrecidae

Полосатый тенрек  
*Hemicentetes semispinosus*



Перепончатопалый, или болотный, тенрек  
*Limnogle mergulus*



Выдровая землеройка  
*Potamogale velox*



Малый тенрек  
*Echinops telfairi*



Ежовый тенрек  
*Setifer setosus*



## Златокротовые - Chrysochloridae

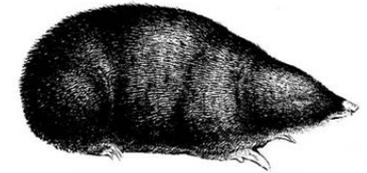
Капский златокрот  
*Chrysochloris asiatica*



Готтентотский златокрот *Amblysomus hottentotus*



Исполнинский златокрот  
*Chrysofalax trevelyani*



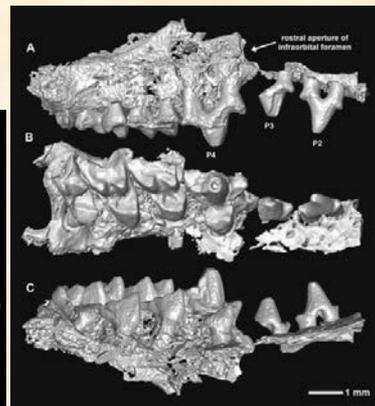
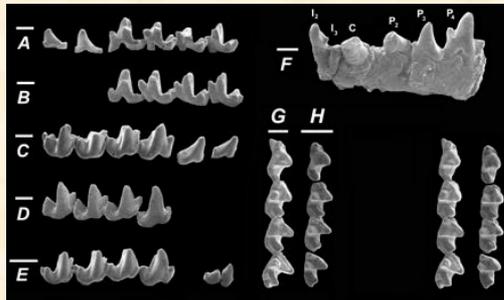
Пустынный златокрот *Eremitalpa granti*



## **Widanelfarasia, Tenrecomorpha indet., конец эоцена (~ 34 млн. л.н.), Африка**

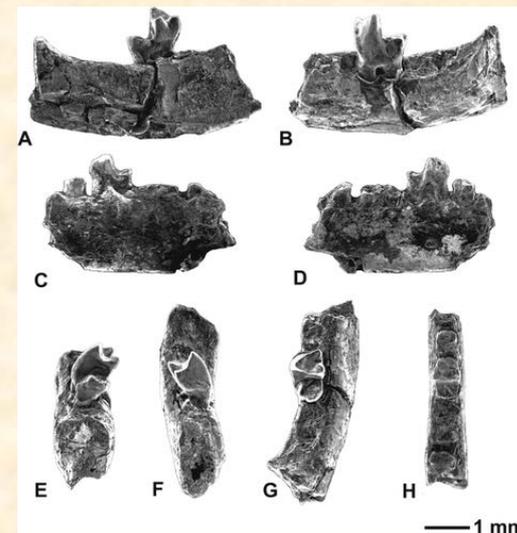
Seiffert E.R., Simons E. 2000. *Widanelfarasia*, a diminutive placental from the late Eocene of Egypt. PNAS. 97 (6): 2646–2651.

Seiffert E.R. et al. 2007. New remains of Eocene and Oligocene Afrosoricida (Afrotheria) from Egypt, with implications for the origin(s) of afrosoricid zalambdodonty. J. Vertebr. Paleontol. 27 (4): 963–972.



## **Eochrysochloris, Chrysochloridae, конец эоцена – начало олигоцена, Африка**

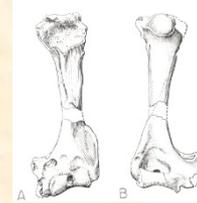
Seiffert E.R. et al. 2007. New remains of Eocene and Oligocene Afrosoricida (Afrotheria) from Egypt, with implications for the origin(s) of afrosoricid zalambdodonty. J. Vertebr. Paleontol. 27 (4): 963–972.



# Tubulidentata: трубказубы



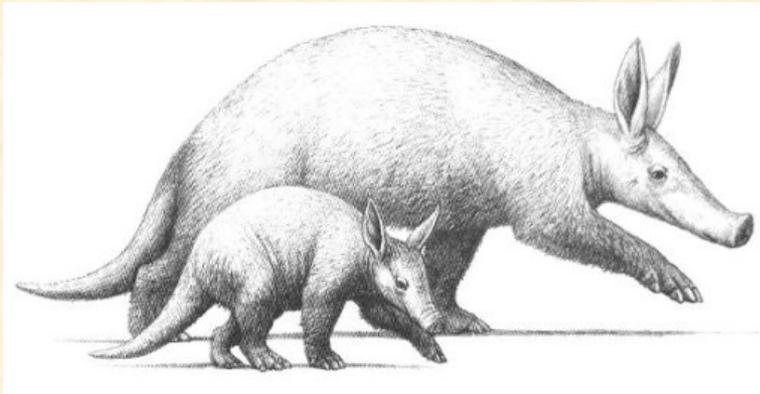
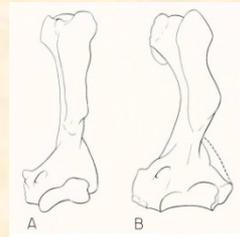
*Orycteropus  
afer*



*Leptorycteropus guilielmi* Patterson, 1975, поздний миоцен (11.6–7.2 млн. л.н.) Африки; длина 45 см (без хвоста), высота в плечах 25 см; наименее специализирован: укороченная морда, тонкая плечевая кость

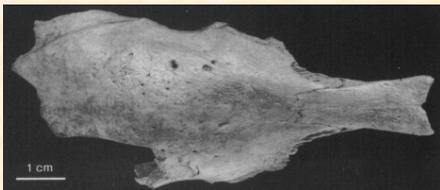


*Myorycteropus africanus* (MacInnes, 1955), ранний – средний миоцен (13.6–11.6 млн. л.н.) Африки; длина 40 см (без хвоста), высота в плечах 20–25 см; сильно специализирован к рытью (плечевая кость – В); показан в сравнении с современным *Orycteropus afer* (А, длина тела 100–158 см, высота в плечах 60–65 см, вес 50–100 кг)



Субфоссильные «мадагаскарские трубказубы»  
Bibymalagasia: *Plesiorycteropus*; по молекулярно-генетическим данным – тенреки

MacPhee  
R.D.E.  
1994.



*Plesiorycteropus madagascariensis*  
Filhol, 1895



*Plesiorycteropus germainepetterae*  
MacPhee, 1994



6–18 кг

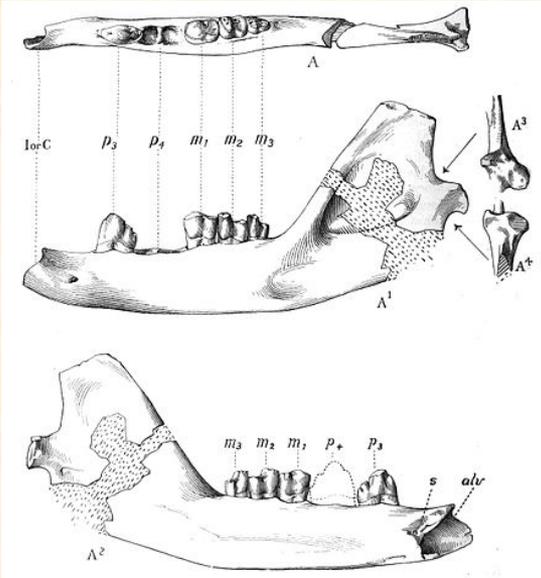
Buckley M. 2013. A molecular phylogeny of *Plesiorycteropus* reassigns the extinct mammalian order 'Bibymalagasia'. PLOS One. 8 (13): e59614.

# Ptolemaiida, поздний эоцен – ранний миоцен;

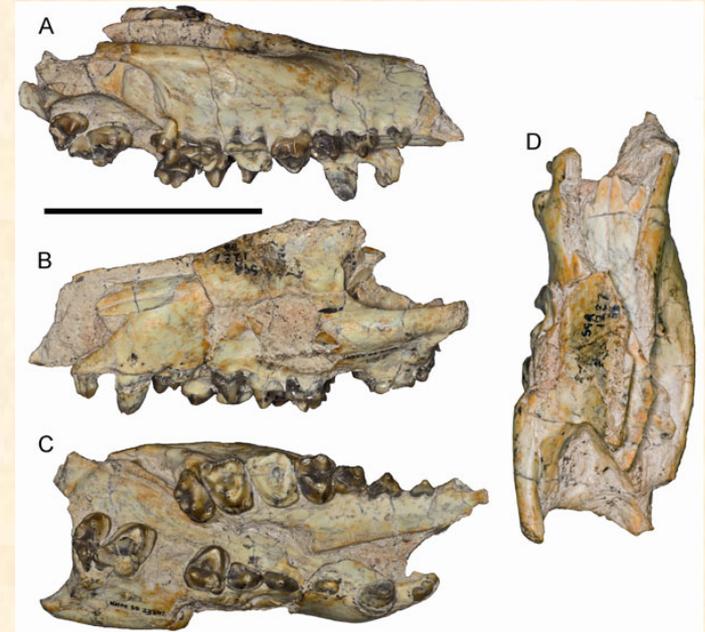
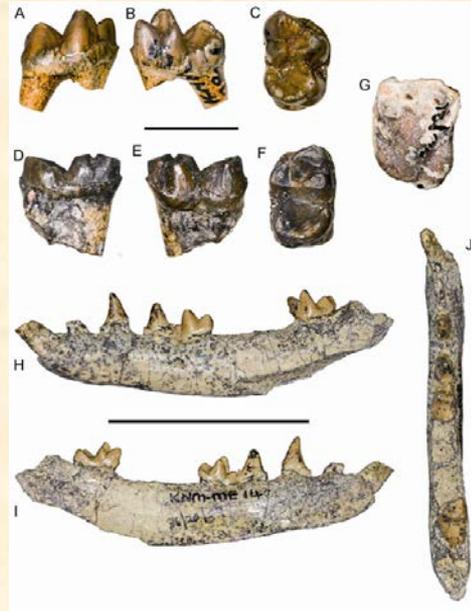
## эндемичный отряд

Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена Южного полушария: Африка

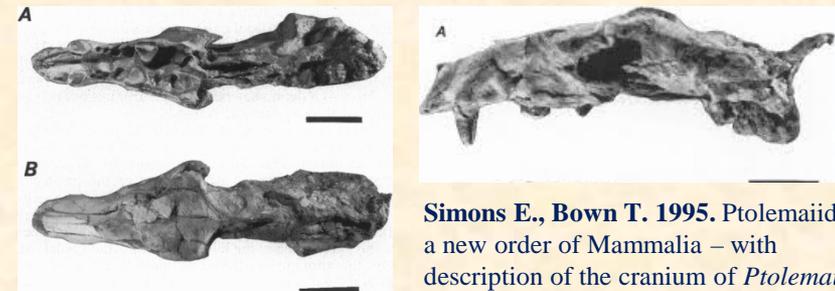
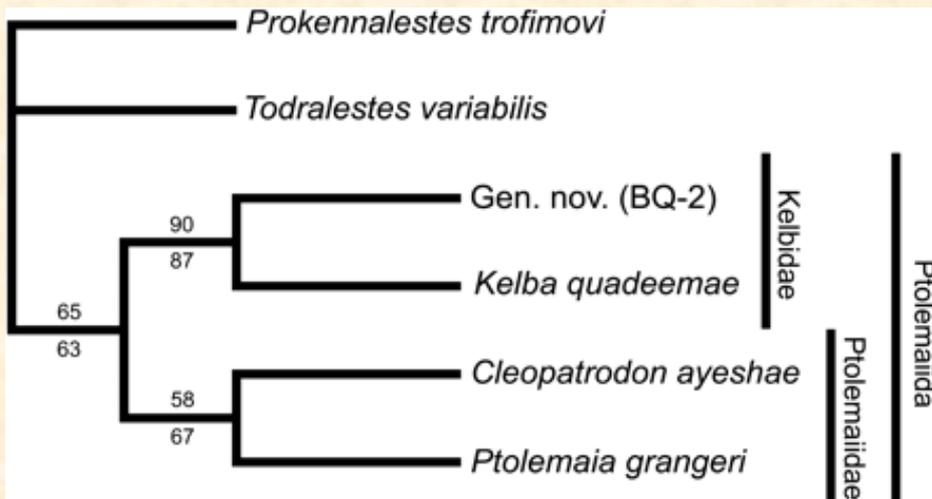
### *Ptolemaia lyonsi* Osborn, 1908, олигоцен Африки



### *Kelba quadeemae* Cote et al., 2007, ранний миоцен Африки



### *Ptolemaia grangeri* Bown et Simons, 1987, олигоцен Африки

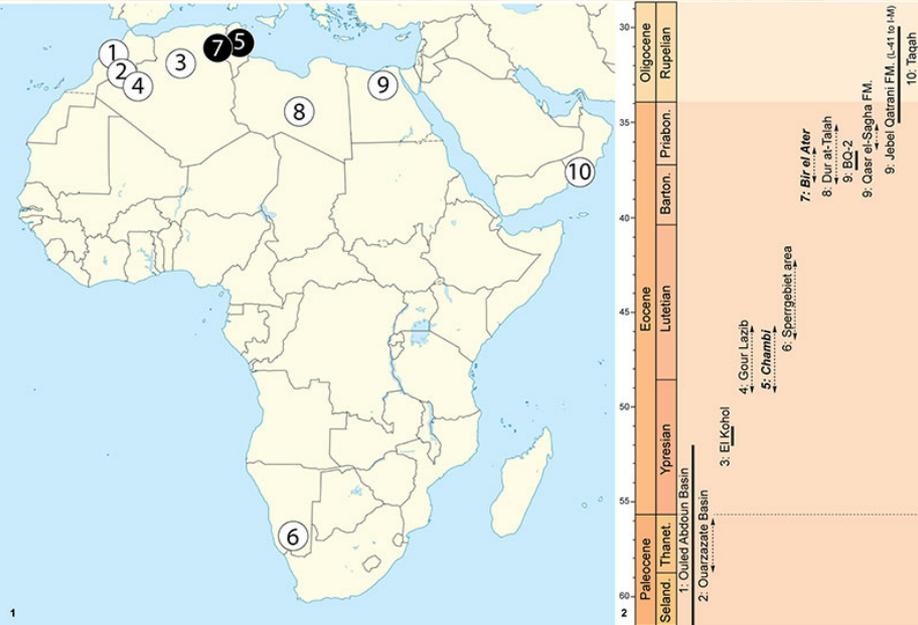


Simons E., Bown T. 1995. Ptolemaiida, a new order of Mammalia – with description of the cranium of *Ptolemaia grangeri*. PNAS. 92 (8): 3269-3273.

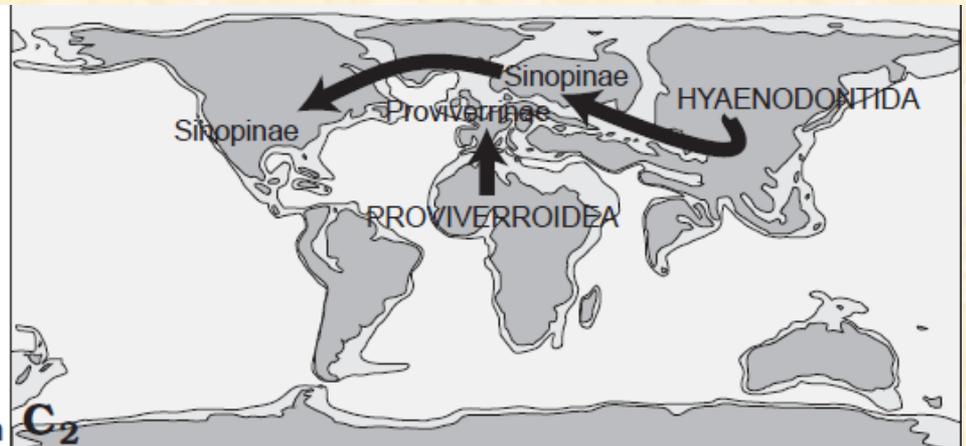
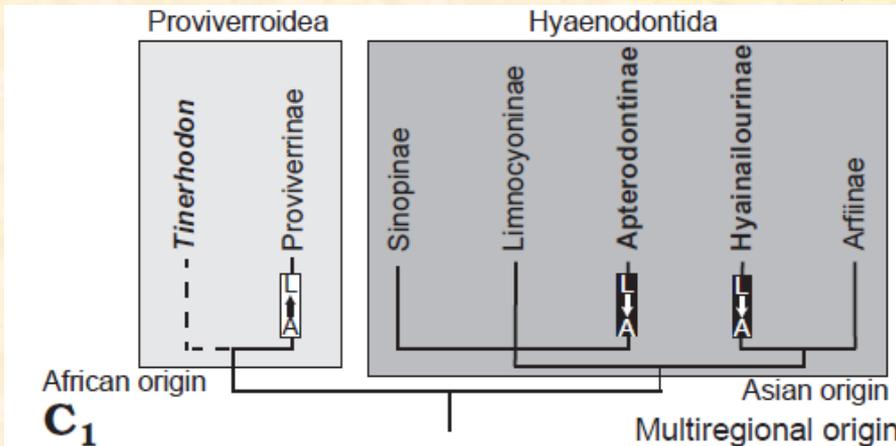
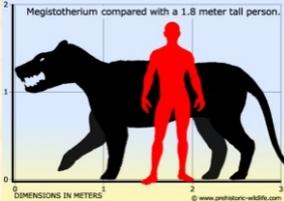
Cote S., Werdelin L., Seiffert E.R., Barry J.C. 2007. Additional material of the enigmatic Early Miocene mammal *Kelba* and its relationship to the order Ptolemaiida. Proc. Nation. Acad. Sci. 104 (13): 5510–5515. doi:10.1073/pnas.0700441104

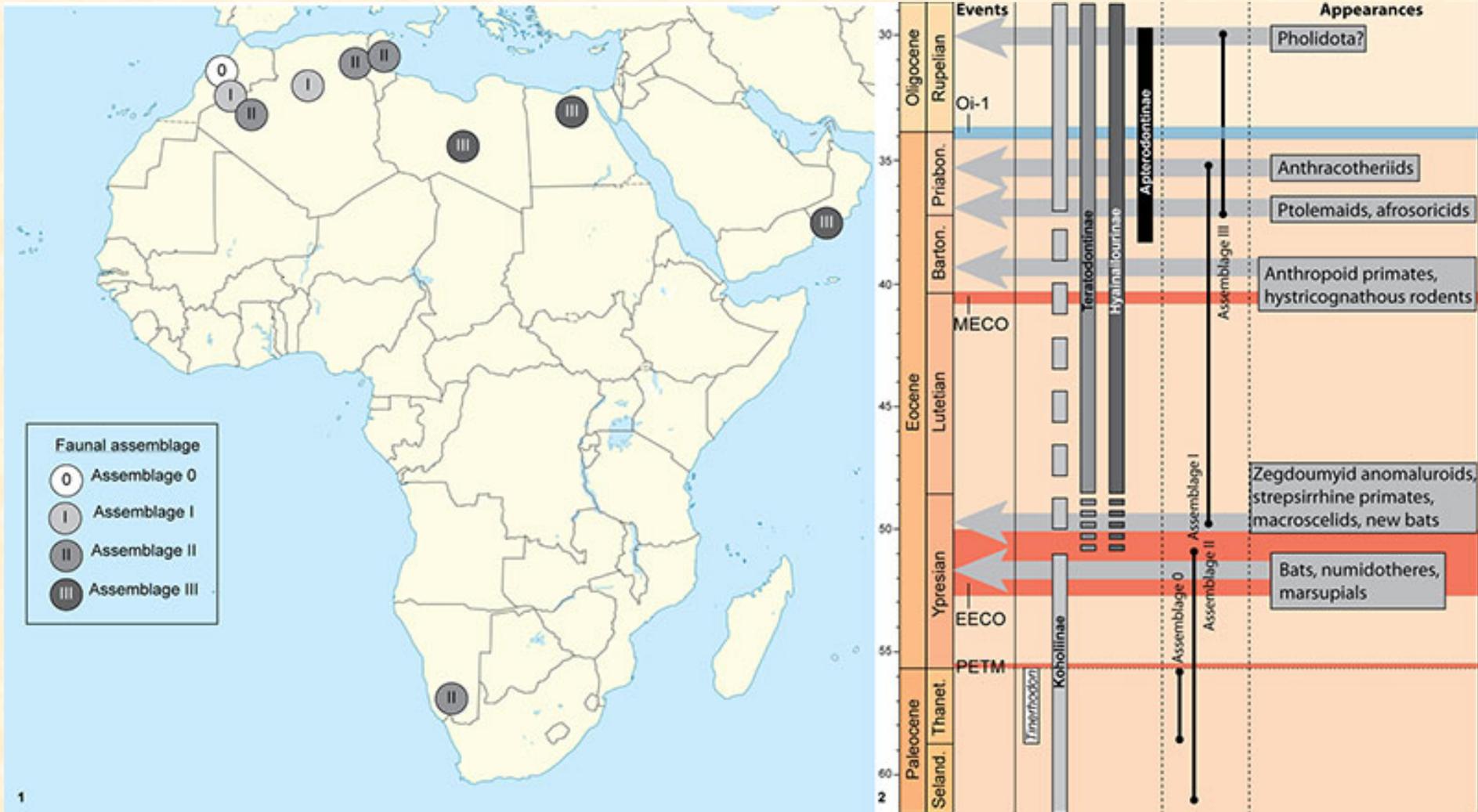
# Creodonta: креодонты (в Африке с палеоцена)

# Megistotherium, ранний миоцен Африки; длина черепа 66 см, вес тела 500 кг



Sole F. et al. 2015. Acta Palaeontol. Polon. 60 (3): 527–538.  
Sole F. et al. 2016. Palaeontol. Electron. 19.3.41A.





Вертикальными линиями показано распространение в Африке групп гиенодонтовых креодонтов: Koholiinae (древняя эндемичная группа), Teratodontinae (Африка, Аравия, Азия), Hyaenailouridae (Африка и Евразия) и Apterodontinae (Африка, Европа); серыми горизонтальными стрелками – палеогеновые события появления в Африке разных групп млекопитающих: рукокрылых, хоботных нумидотериев, сумчатых (ранний эоцен, средний ипр), грызунов-зегдоумид, узконосых обезьян, прыгунчиков (поздний ипр), антропоидных приматов, гистрикогнатных грызунов (поздний эоцен, бартон), птолемайид, афросорицид (ранний приабон), свинообразных-антракотериид (поздний приабон), панголинов (ранний олигоцен).

**Sole F. et al. 2016.** New fossils of Hyaenodonta (Mammalia) from the Eocene localities of Chambi (Tunisia) and Bir el Ater (Algeria), and the evolution of the earliest African hyaenodonts. *Palaeontol. Electron.* 19.3.41A. <https://doi.org/10.26879/598>

Отряды млекопитающих в Африке

Палеоцен (~ 65-56 млн. л.н.)	Эоцен (~ 56-34 млн. л.н.)	Олигоцен (~ 34-23 млн. л.н.)	Миоцен (~23-5.3 млн. л.н.)
Metatheria	Metatheria	Metatheria ( <i>Paratherium</i> )	(†)
Cingulata	Cingulata Pilosa	Cingulata Pilosa	Cingulata Pilosa
Dermoptera Primates  Rodentia	Dermoptera Primates Scandentia Rodentia Lagomorpha	Dermoptera Primates Scandentia Rodentia Lagomorpha	Dermoptera Primates Scandentia Rodentia Lagomorpha
Lipotyphla  †“Condylarthra”  Artiodactyla  Carnivora †Creodonta	Lipotyphla Chiroptera  Perissodactyla Artiodactyla (поздний эоцен) Cetacea Carnivora †Creodonta Pholidota	Lipotyphla Chiroptera  Perissodactyla Artiodactyla Cetacea Carnivora †Creodonta Pholidota	Lipotyphla Chiroptera  Perissodactyla Artiodactyla Cetacea Carnivora †Creodonta Pholidota
Proboscidea	Proboscidea †Embrithopoda (поздний эоцен) Sirenia Hyracoidea Macroscelidea  †Ptolemaiida	Proboscidea †Embrithopoda Sirenia Hyracoidea Macroscelidea  †Ptolemaiida	Proboscidea †Embrithopoda Sirenia Hyracoidea Macroscelidea Tubulidentata †Ptolemaiida (†)

белым шрифтом выделены отсутствующие на континенте отряды, знаком † перед названием отмечены вымершие отряды, знак (†) означает вымирание указанной группы на данном временном интервале; для миоцена красным шрифтом выделены группы африканского происхождения, проникшие в Евразию, синим – группы северного происхождения, проникшие в Африку

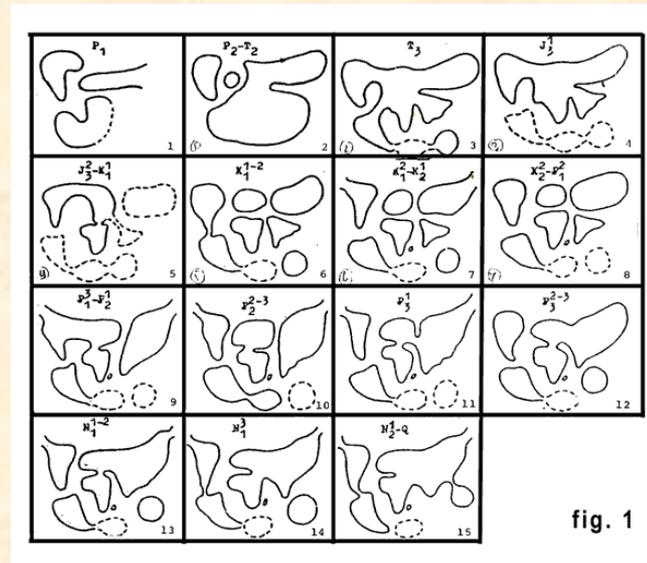


fig. 1

- Фауны палеогена Северного полушария.

- Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена Южного полушария: южноамериканская (сумчатые, неполнозубые, южные копытные, затем также кавиоморфные грызуны и широконосые обезьяны), африканская (хоботные, даманы и др.), мадагаскарская (лемуры, тенреки и др.), австралийская (однопроходные, сумчатые).

- Данные по Антарктиде и Индии.

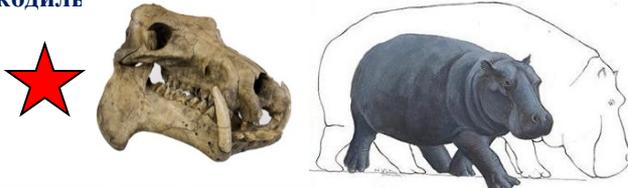
- Миграции неогена: фаунистические обмены между Африкой и Евразией, Евразией и Северной Америкой в миоцене, Северной Америкой и Южной Америкой в плиоцене.

- Четвертичный период.

5

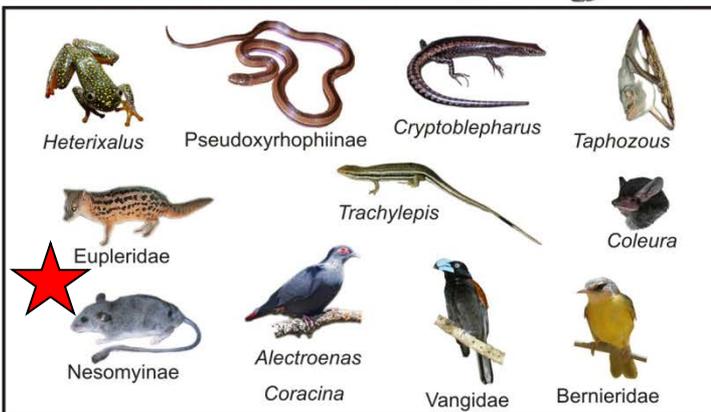
Miocene

Карликовый гиппопотам *Hippopotamus madagascariensis* + крокодил



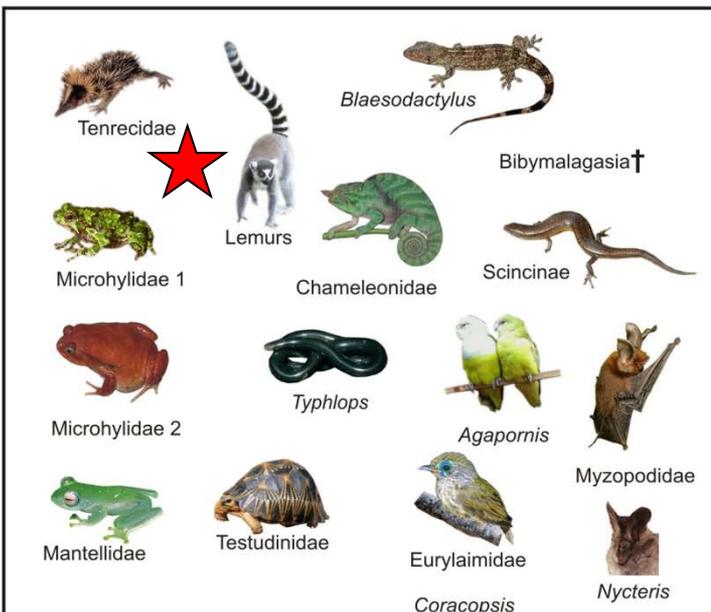
23

Oligocene



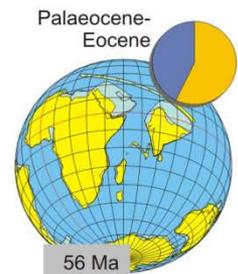
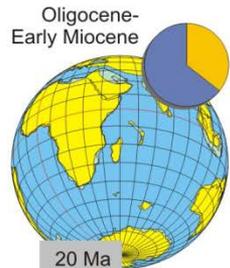
35

Eocene



56

Paleocene

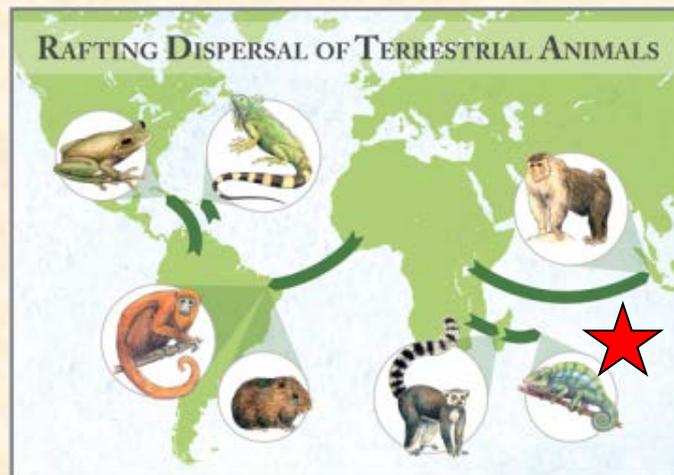


В процессе распада Гондваны Мадагаскар отделился от Африки, и с мелового периода на острове развивалась эндемичная фауна. Вероятно, с помощью рафтинга на Мадагаскар из Африки попали несколько волн переселенцев:

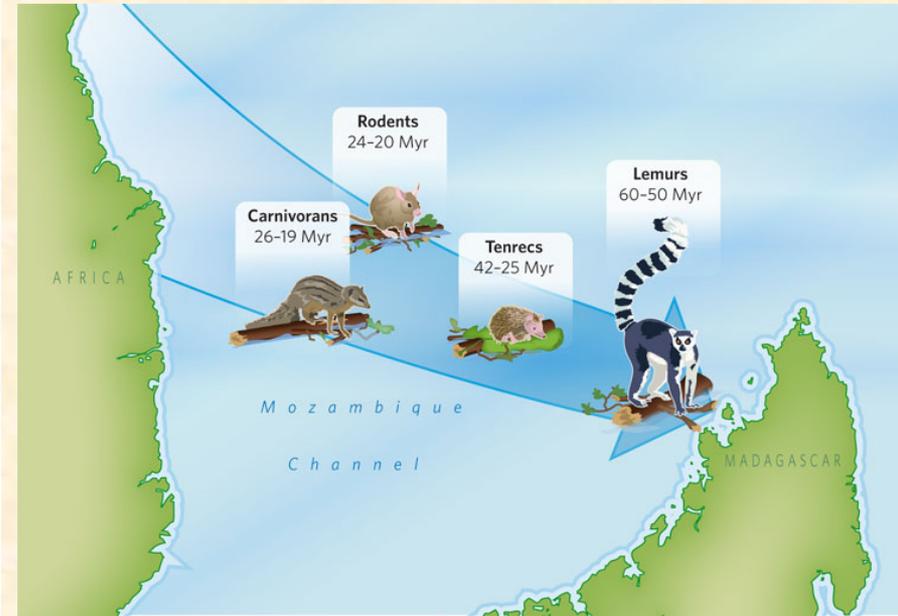
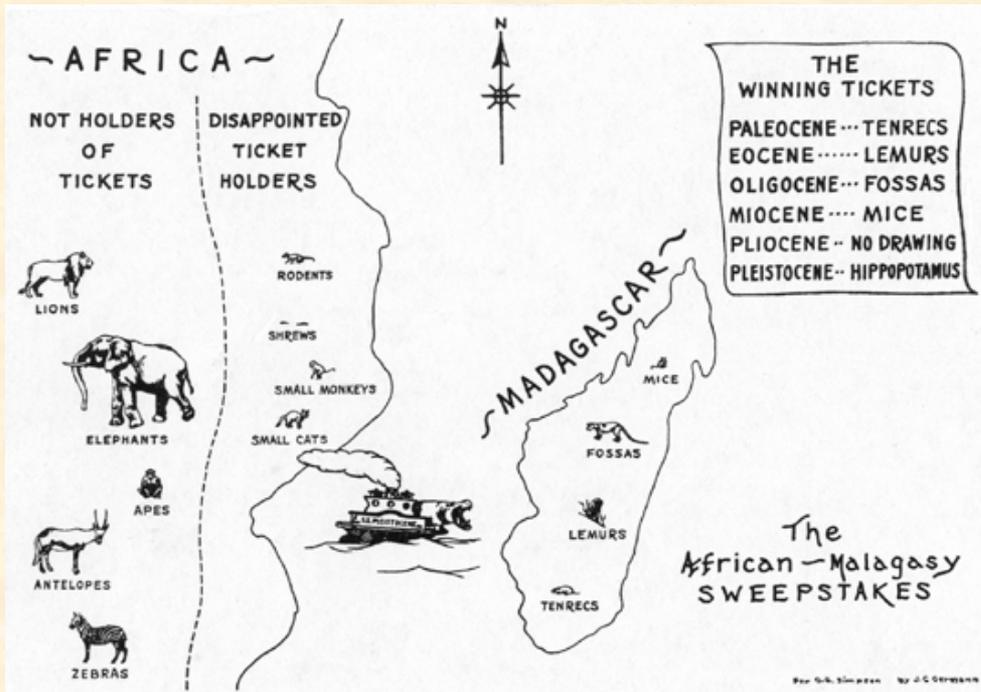
в палеоцене и эоцене: лемуры, тенреки, ряд амфибий и рептилий, а также рукокрылые и птицы;

в олигоцене – раннем миоцене: предки мадагаскарских виверр Eupleridae (мунго и фоссы), мадагаскарских хомячков Nesomyiinae (экологические аналоги кроликов, тушканчиков, крыс, сонь), а также амфибии, рептилии, рукокрылые, птицы.

В позднем неогене и (или) плейстоцене на Мадагаскар иммигрировали бегемоты и крокодилы.



## Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена Южного полушария: Мадагаскар



Simpson G.G. 1940 (<http://people.wku.edu/charles.smith/biogeog/SIMP940B.htm>)

Предполагается, что малые размеры (а также способность к торпору – длительному оцепенению со снижением температуры тела и скорости обмена веществ в неблагоприятных условиях) были одним из главных условий возможности колонизации Мадагаскара путем рафтинга отдельными представителями африканской фауны в кайнозое. По совокупности палеонтологических и молекулярно-генетических данных ныне признаются четыре волны вселенцев: раннепалеогеновая 60–50 млн. л.н. (лемуры), позднепалеогеновая 42–25 млн. л.н. (тенреки) и две на рубеже палеогена и неогена (26–19 млн. л.н.: фоссы и мунго; 24–20 млн. л.н.: хомяки-незомиины). Крупноразмерными исключениями являются бегемоты и крокодилы, способные к длительному плаванию без какого-либо рафтинга.



Современные эндемичные млекопитающие Мадагаскара: 90 видов лемунов, 30 видов тенреков, 25 видов мадагаскарских хомяков, 8 видов мадагаскарских виверр и 15 видов рукокрылых.

Голоцен,  
знаком †  
отмечены  
вымершие  
виды

Мадагаскарская ушастая сова  
*Asio madagascariensis*,  
длина тела до 50 см

Гигантская черепаха  
† *Aldabrachelys abrupta*, длина 110 см

Лемур мегаладапис Эдвардса  
† *Megaladapis edwardsi*, вес до 150–200 кг

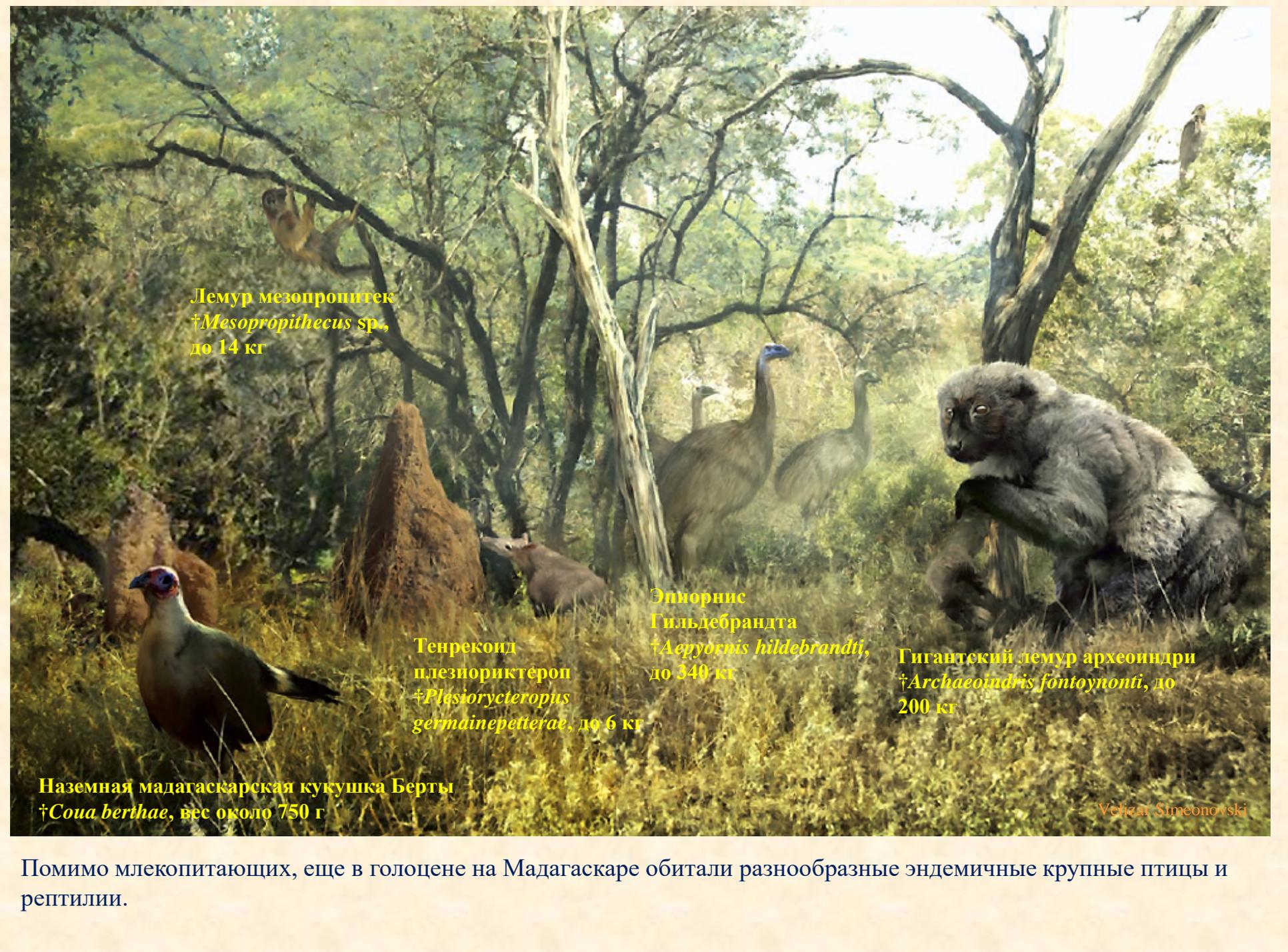
Мадагаскарские хомяки *Nesomyidae*

Зайцегубый хомяк  
*Nesomys rufus*

Лемур мадагаскарский мегаладапис  
† *Megaladapis madagascariensis*, вес до 70 кг

Velizar Simionovski

Наземные млекопитающие колонизировали Мадагаскар лишь пять раз. Вероятно, каждая из эндемичных групп произошла от одного когда-то проникшего на остров вида, возможно в количестве нескольких особей.



Лемур мезопропитек  
†*Mesopropithecus* sp.,  
до 14 кг

Тенрекоид  
плезюрктероп  
†*Plesiorcycteropus*  
*germainepetterae*, до 6 кг

Эпнорнис  
Гильдебрандта  
†*Aepyornis hildebrandti*,  
до 340 кг

Гигантский лемур археоиндри  
†*Archaeoindris fontoynonti*, до  
200 кг

Наземная мадагаскарская кукушка Берты  
†*Coua berthae*, вес около 750 г

Velizar Simeonovski

Помимо млекопитающих, еще в голоцене на Мадагаскаре обитали разнообразные эндемичные крупные птицы и рептилии.



Velizar Simeonovski

**Эпиорнисы.** *Aepyornis maximus* достигал 3.5 м в высоту и веса 500 кг (яйца до 8–9 л), но были и мелкие формы. Ближайшим родственником эпиорнисов за пределами Мадагаскара является новозеландская птица киви (по ДНК). Последнюю "слоновую птицу" убили около 1600 г. С VII в. на острове периодически бывали арабские мореплаватели, и их рассказы о гигантских птицах трансформировались в легенды о птице Рух.



†*Babakotia radofilai*,  
до 20 кг

Сифака Перрье  
*Propithecus perrieri*,  
до 6 кг

†*Pachylemur* sp.,  
до 13 кг

*Indri indri*, до 9.5 кг

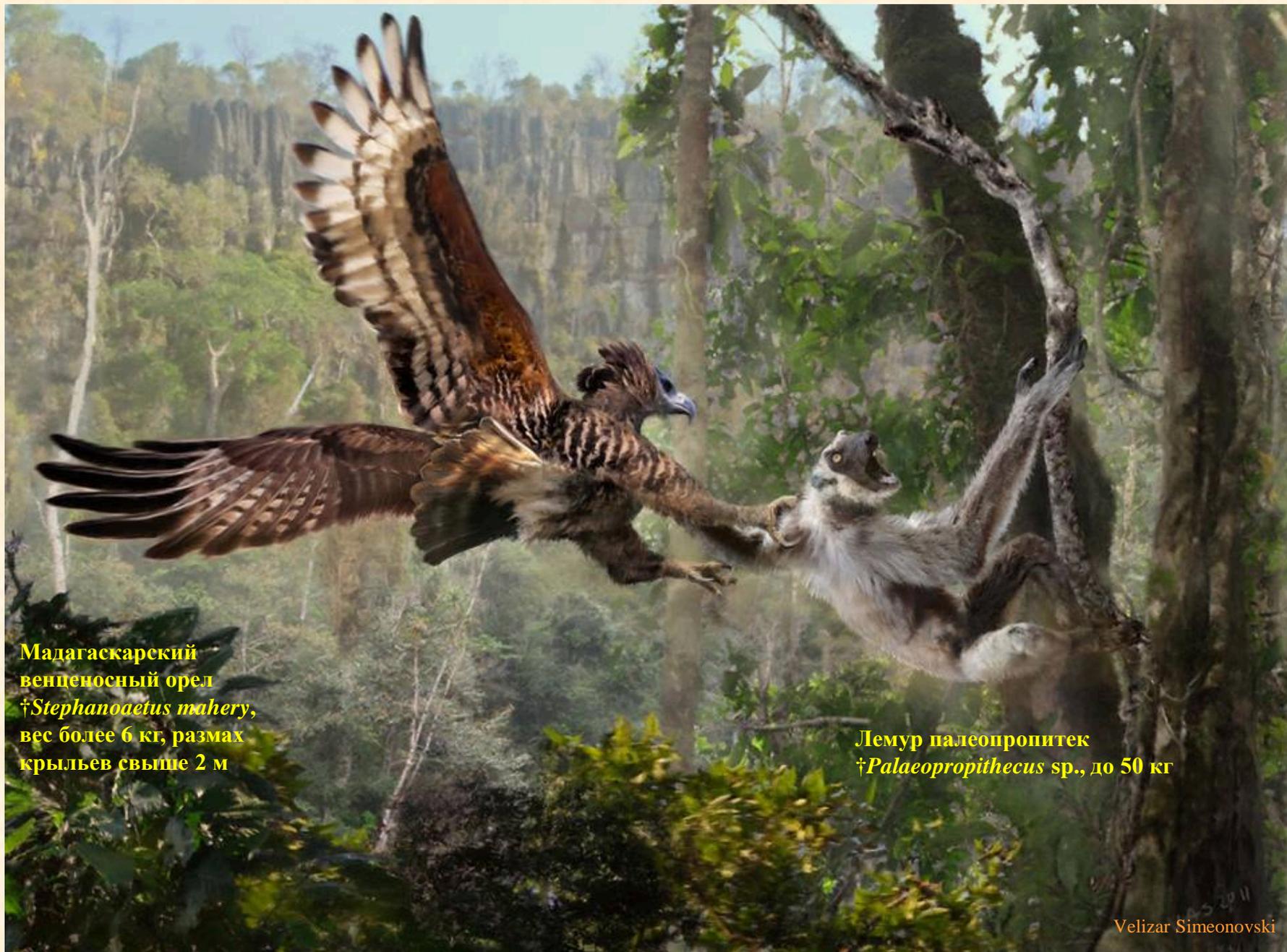
Velizar Simeonovski

До прихода человека в одной местности обитало до 20 видов (сейчас 10–12) лемуров – от мышеподобных до двухсоткилограммовых. Приматы занимали разнообразные ниши – от нектароядных опылителей цветов до крупных наземных травоядных. Ленивцевые лемуры (*Palaeopropithecidae*) в голоцене полностью вымерли.



Velizar Simetovski

Гигантская фосса *Cryptoprocta spelea* (вес 17–20 кг) охотилась на гигантских лемуров и была заметно крупнее современной фоссы *Cryptoprocta ferax* (5–10 кг). Всего известно 10 видов Eupleridae, родственных мангустам (Herpestidae).



**Мадагаскарский  
венценосный орел**  
†*Stephanoaetus mahery*,  
вес более 6 кг, размах  
крыльев свыше 2 м

**Лемур палеопропитек**  
†*Palaeopropithecus* sp., до 50 кг

Velizar Simeonovski

Мадагаскарский венценосный орел *Stephanoaetus mahery* также охотился на гигантских лемуров, ныне вымерших.

†*Palaeopropithecus* sp.

Мадагаскарский  
карликовый бегемот

†*Hippopotamus*  
*madagascariensis*,  
длина до 2 м,  
высота 0.7 м

†*Aepyornis*

Крокодил-вуаи  
†*Voay robustus*,  
до 4 м, до 170 кг

†*Alopochen sirabensis*

†*Megaladapis*  
*madagascariensis*

Мадагаскарский гусь

†*Centronis majori*

†*Hovacrex roberti*

Velizar Simeonovski

Мадагаскарский карликовый бегемот *Hippopotamus madagascariensis* был одним из крупнейших видов млекопитающих на острове (наряду с другими вымершими карликовыми бегемотами – *H. lemerlei* и *H. laloumena*). До появления человека их единственными врагами были эндемичные крокодилы – вымерший вуаи *Voay robustus* и ныне почти истребленный мадагаскарский нильский крокодил *Crocodylus niloticus madagascariensis*.

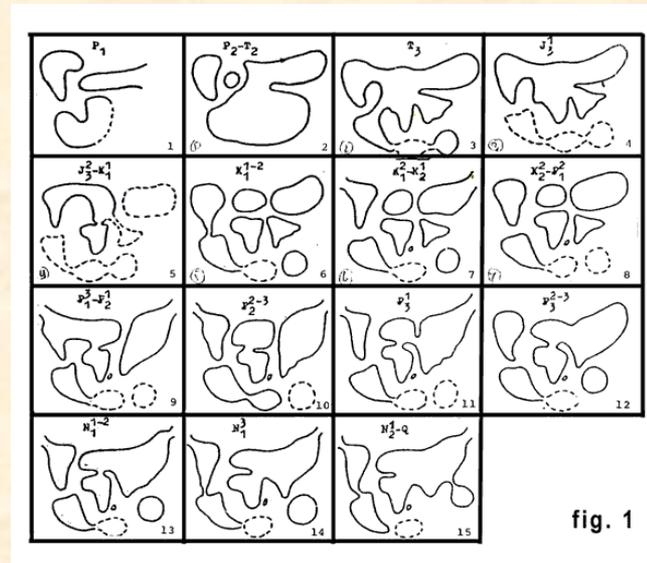


fig. 1

- Фауны палеогена Северного полушария.
- Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена Южного полушария: южноамериканская (сумчатые, неполнозубые, южные копытные, затем также кавиоморфные грызуны и широконосые обезьяны), африканская (хоботные, даманы и др.), мадагаскарская (лемуры, тенреки и др.), австралийская (однопроходные, сумчатые).
- Данные по Антарктиде и Индии.
- Миграции неогена: фаунистические обмены между Африкой и Евразией, Евразией и Северной Америкой в миоцене, Северной Америкой и Южной Америкой в плиоцене.
- Четвертичный период.

Эоцен – олигоцен (~ 55–23 млн. л.н.)	Миоцен – плиоцен (~23–2.6 млн. л.н.)
<b>Monotremata</b> <b>Marsupialia</b>	<b>Monotremata</b> <b>Marsupialia</b>
Cingulata Pilosa	Cingulata Pilosa
Dermoptera Primates Scandentia Rodentia Lagomorpha	Dermoptera Primates Scandentia <b>Rodentia (~ 8 млн. л.н.)</b> Lagomorpha
Lipotyphla <b>Chiroptera</b> “Condylarthra” (?) Perissodactyla Artiodactyla <b>Cetacea</b> Carnivora Pholidota	Lipotyphla <b>Chiroptera</b> Perissodactyla Artiodactyla <b>Cetacea</b> Carnivora Pholidota
Proboscidea Sirenia Hyracoidea Macroscelidea	Proboscidea Sirenia Hyracoidea Macroscelidea Tubulidentata

**Ископаемая проехидна**  
*Zaglossus robustus* (Dun, 1895)  
(= *Megalibgwilia robusta*),  
средний миоцен, вес более 10 кг



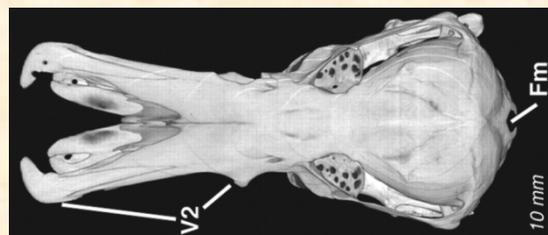
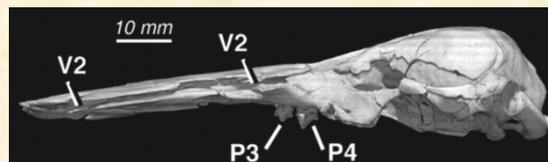
**Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена  
Южного полушария: Австралия**

*Obdurodon insignis*  
Woodburne et  
Tedford, 1975,  
поздний олигоцен

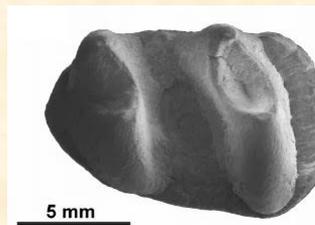


**Ископаемые  
утконосы**

*Obdurodon dicksoni* Archer et al., 1992, ранний – средний миоцен



*Obdurodon tharalkooschild* Pian et al., 2013,  
средний – поздний миоцен, 15–5 млн. л.н.; длина 1 м

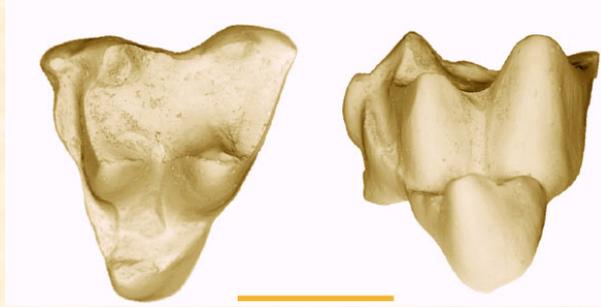


Pian R et al. 2013.

**Ранний эоцен (54.6 млн. л.н.) Австралии  
(Маргон)**

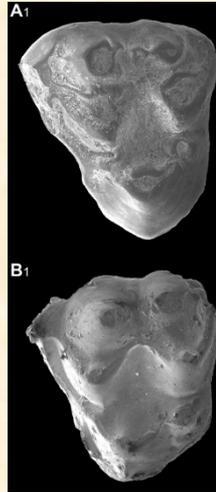
**Marsupialia,**

*Archaeonothos henkgodthelpi* Beck, 2013



**Robin M.D., Beck. 2012.** An ‘ameridelphian’ marsupial from the early Eocene of Australia supports a complex model of Southern Hemisphere marsupial biogeography. *Naturwissenschaften*. 99 (9): 715–729; doi: 10.1007/s00114-012-0953-x

**Robin M.D., Beck. 2013.** A peculiar faunivorous metatherian from the early Eocene of Australia. *Acta Palaeontol. Polon.*; doi: 10.4202/app.2013.0011



*Chulpasia mattaueri* Crochet et Sigé, 1993, поздний палеоцен Перу

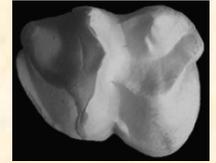
*Chulpasia jimthorselli* Sigé et al., 2009, ранний эоцен Австралии

**Sigé B., et al. 2009.** *Chulpasia* and *Thylacotinga*, late Paleocene-earliest Eocene trans-Antarctic Gondwanan bunodont marsupials: new data from Australia. *Geobios*. 42 (6): 813–823; 10.1016/j.geobios.2009.08.001

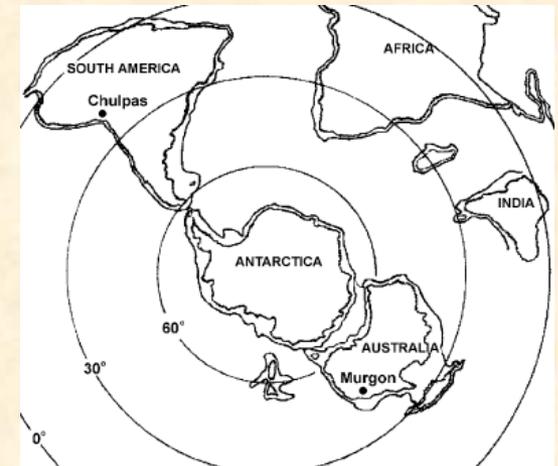
**Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена  
Южного полушария: Австралия**

**Marsupialia**

*Thylacotinga bartholomaii*, Archer et al., 1993



Связь Австралии с Антарктидой (и Южной Америкой) до середины эоцена (45 млн. л.н.)



**Marsupialia,**

*Djarthia murgonensis* Godthelp et al., 1999

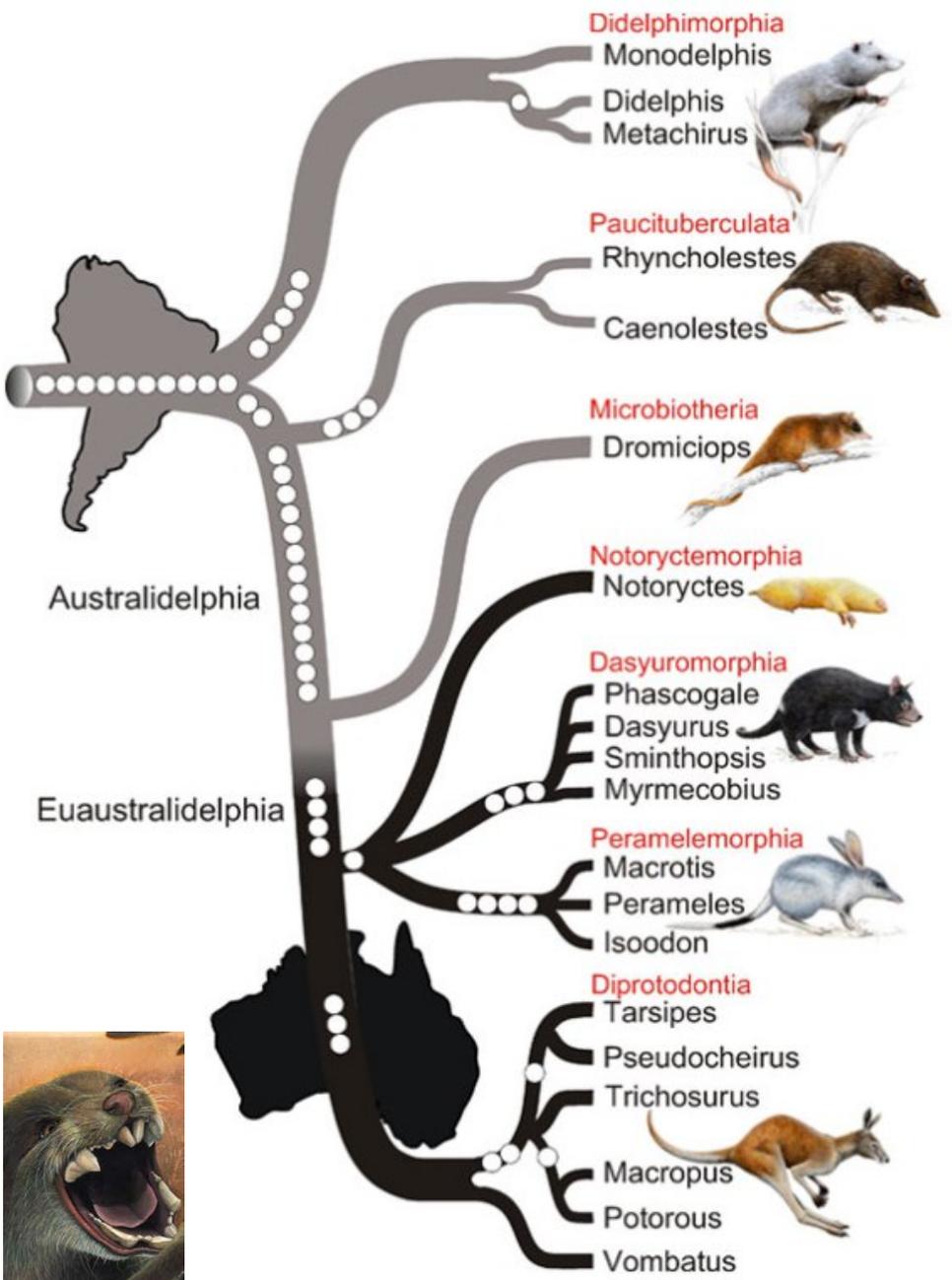


**Placentalia (?), Condylarthra (?),  
*Tingamarra porterorum* Godthelp et al., 1992**



**Placentalia, Chiroptera,  
*Australonycteris clarkae* Hand et al., 1994**



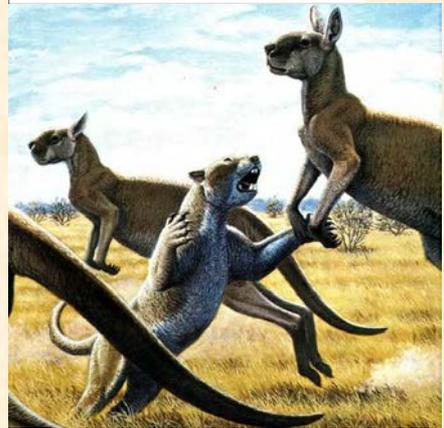
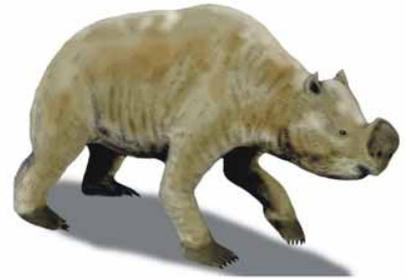
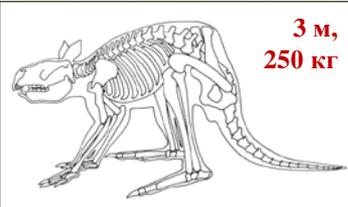
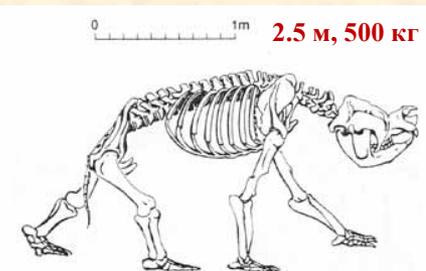


**Thylacoleonidae: сумчатый лев**  
*Thylacoleo*, поздний плиоцен –  
 плейстоцен, вес до 160 кг

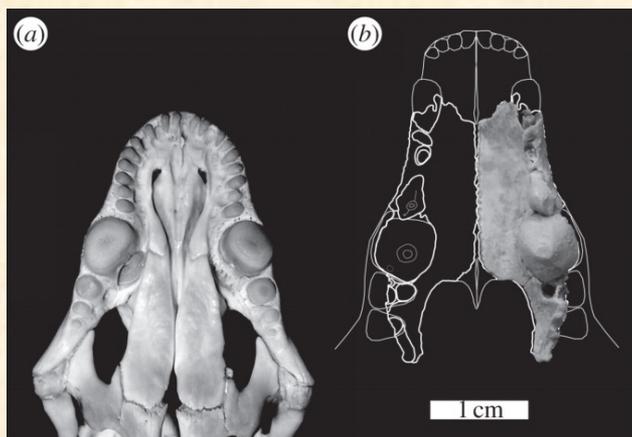
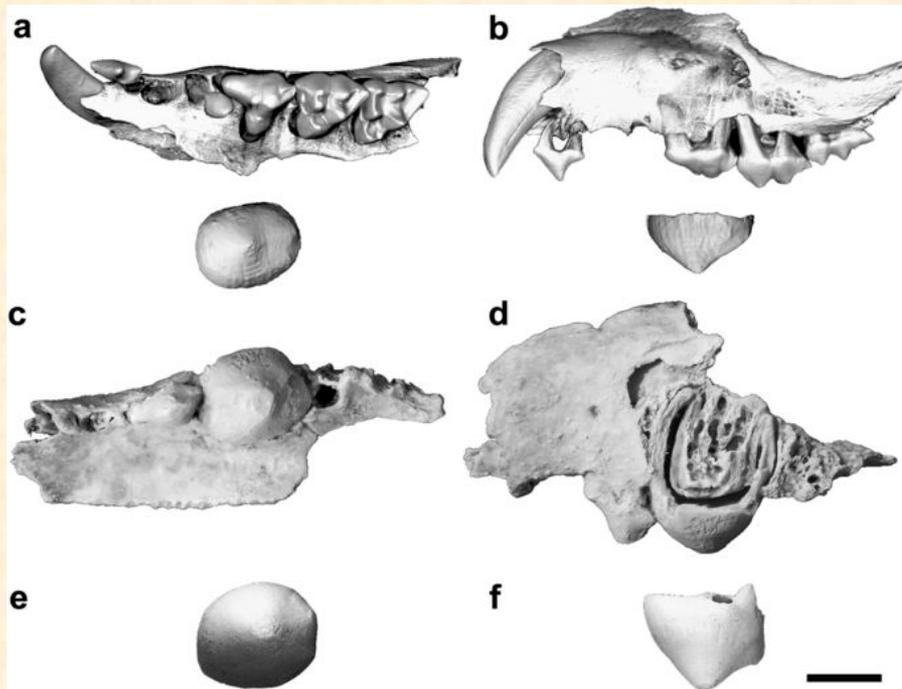


**Macropodidae, Sthenurus**

**Diprotodontidae, Zygomaturus, плейстоцен**



## Dasyuromorphia, Malleodectidae, *Malleodectes mirabilis* Arena et al., 2011, 17 млн. л.н.



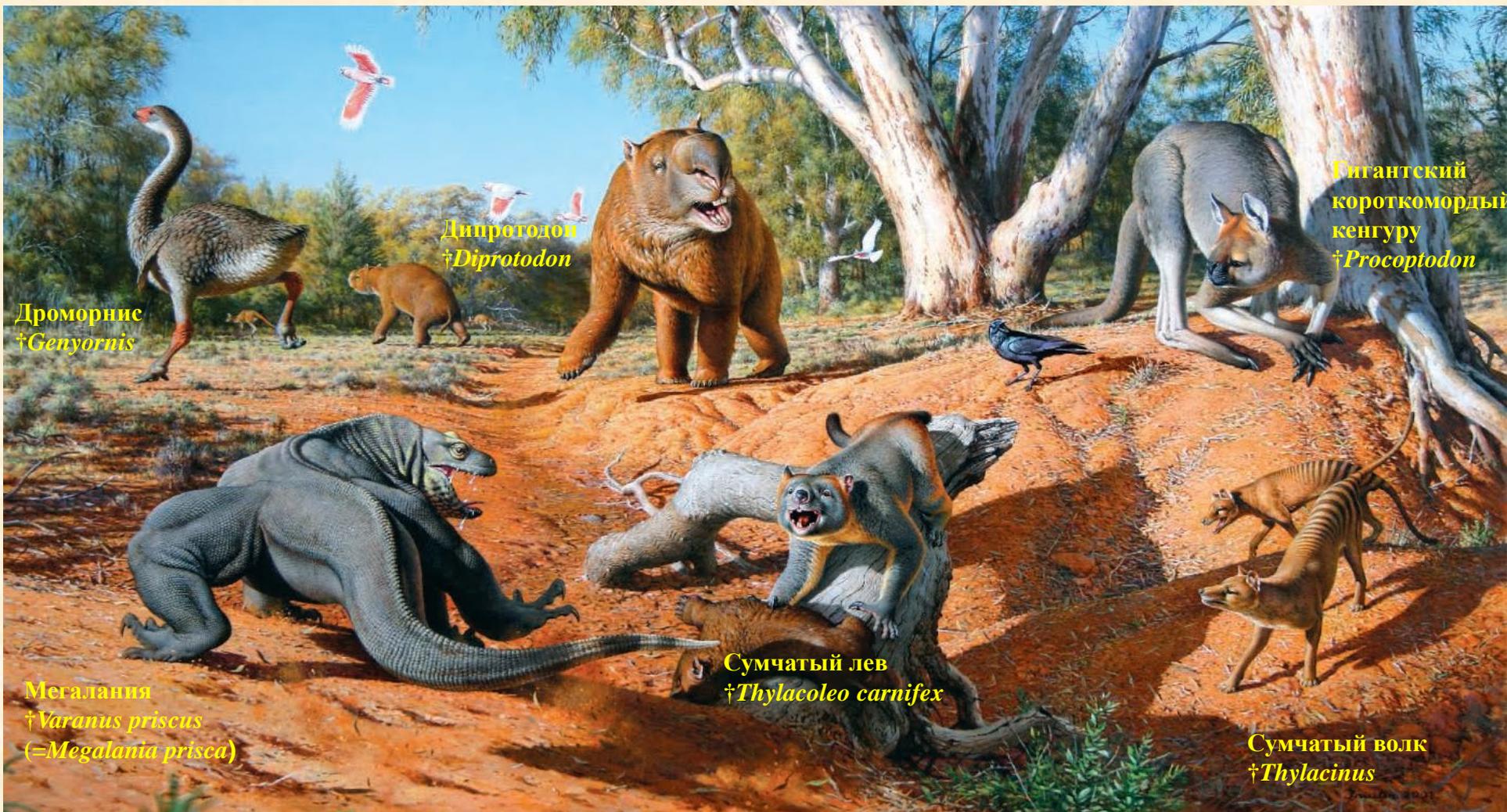
Необычная моллюсковая специализация зубной системы маллеодекта, сумчатого из среднего миоцена Австралии (строение увеличенного зуба напоминает ящерицу – розовязыкого сцинка *Cyclodomorphus gerrardii*, питающегося улитками)

**Archer M. et al. 2016.** A new family of bizarre durophagous carnivorous marsupials from Miocene deposits in the Riversleigh World Heritage Area, northwestern Queensland. *Scientific Reports* 6, article number: 26911; doi: 10.1038/srep26911

Начало миоцена Австралии (Риверслей): млекопитающие представлены сумчатыми и рукокрылыми







<http://www.yalescientific.org/2012/12/fate-of-australian-megafauna-discovered-through-prehistoric-dung/>

Причинами вымирания австралийской мегафауны плейстоцена считаются охота людей и частые пожары. К концу плейстоцена в Австралии исчезли гигантские вараны мегалании (длина 7–9 м, вес 1500–2000 кг), гигантские гусеобразные птицы дроморнитида (*Genyornis newtoni* достигал роста 215 см и веса 200–240 кг), гигантские сумчатые дипротодоны (длина 3 м, высота 2 м, вес до 2800 кг), однопалые гигантские короткомордые кенгуру – прокоптодоны (*Procoptodon goliath* достигал роста 3 м и веса 230 кг), сумчатые львы (длина 150 см без хвоста, высота 70 см, вес 110–150 кг) и другие животные.

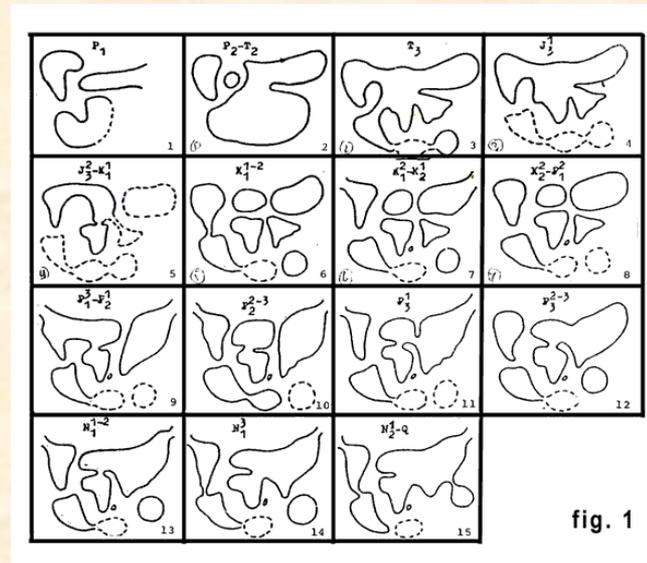
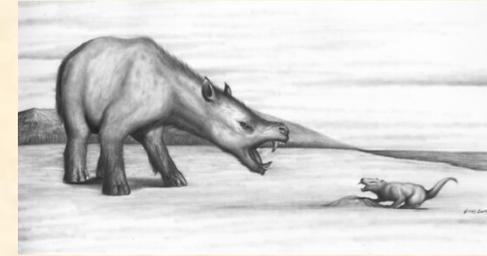


fig. 1

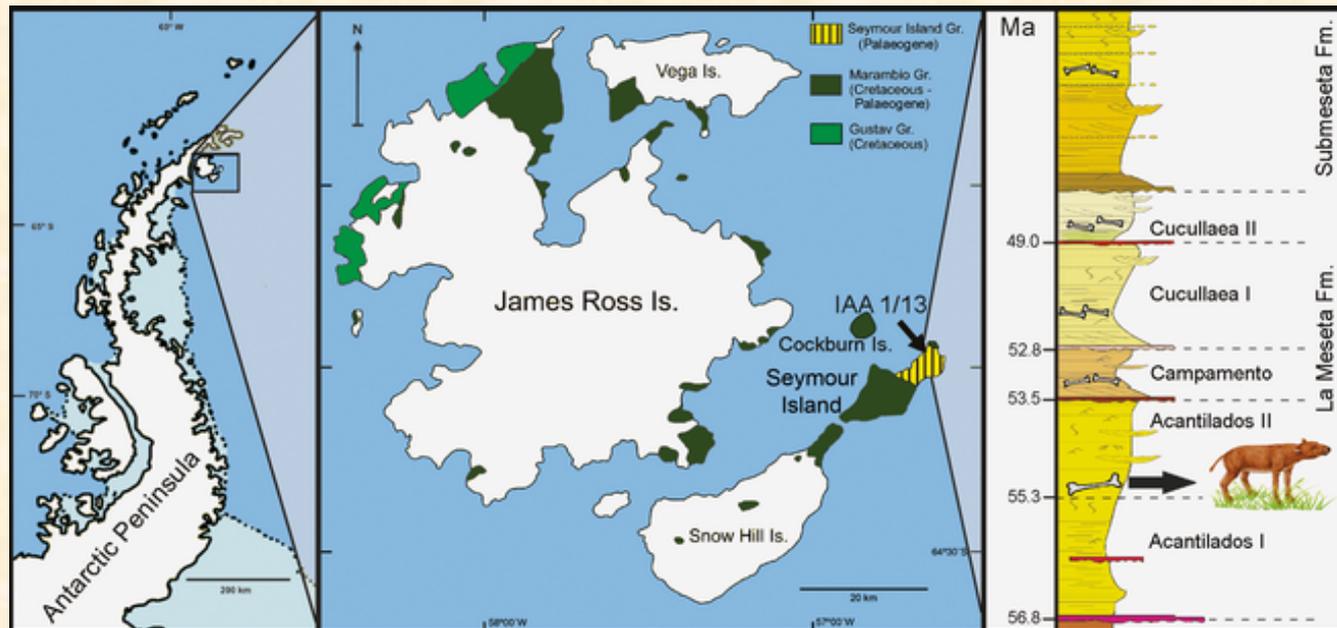
- Фауны палеогена Северного полушария.
- Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена Южного полушария: южноамериканская (сумчатые, неполнозубые, южные копытные, затем также кавиоморфные грызуны и широконосые обезьяны), африканская (хоботные, даманы и др.), мадагаскарская (лемуры, тенреки и др.), австралийская (однопроходные, сумчатые).
- Данные по Антарктиде и Индии.
- Миграции неогена: фаунистические обмены между Африкой и Евразией, Евразией и Северной Америкой в миоцене, Северной Америкой и Южной Америкой в плиоцене.
- Четвертичный период.

Ранний эоцен (~ 56-48 млн. л.н.)	Поздний эоцен (~ 41-34 млн. л.н.)
†Gondwanatheria ( <i>Sudamerica</i> sp.)	-
Metatheria (Polydolopimorphia, Microbiotheria, Didelphimorphia, Marsupialia)	-
Cingulata Pilosa (Folivora [ <i>Tardigrada</i> indet.])	Cingulata -
†Meridiungulata (Litopterna: <i>Notiolofo</i> <i>arquino</i> tiensis, Astrapotheria: <i>Antarctodon</i> <i>sobrali</i> )	†Meridiungulata (Litopterna: <i>Notiolofo</i> <i>arquino</i> tiensis, <i>Victorlemoinea</i> sp.)
Cetacea (Basilosauridae)	Cetacea (Basilosauridae)

Судя по ископаемым находкам, в эоцене фауна Антарктиды была близка южноамериканской.



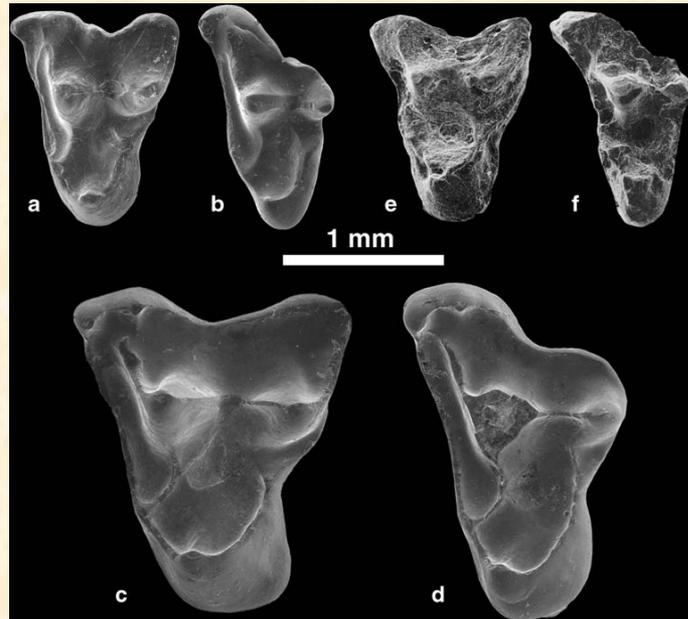
Литоптерн *Notiolofo arquino*tiensis и сумчатое *Antarctodolops*, эоцен Антарктического полуострова



**Gelfo J.N. et al. 2014.** The oldest mammals from Antarctica, early Eocene of the La Meseta Formation, Seymour Island. *Palaeontology*. DOI: 10.1111/pala.12121

**Vizcaino S.F. et al. 2016.** The youngest record of fossil land mammals from Antarctica; its significance on the evolution of the terrestrial environment of the Antarctic Peninsula during the late Eocene. *J. Paleontol.*; doi.org/10.1017/S0022336000039263

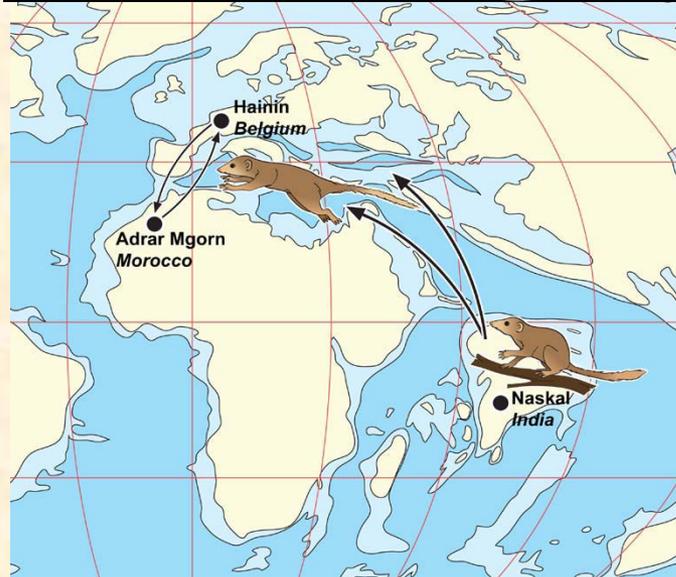
## Адаписорикулиды (Adapisoriculidae)



(a, b) *Bustylus marandati* Crochet et Sigé, 1983, поздний палеоцен Бельгии;

(c, d) *Afrodon* sp., поздний палеоцен Бельгии;

(e, f) *Deccanolestes Hislopi* Prasad et Sahni, 1988, маастрихт Индии



**Smith T. et al. 2010.** Euarchontan affinity of Paleocene Afro-European adapisoriculid mammals and their origin in the late Cretaceous Deccan Traps of India. *Naturwissenschaften*. 97 (4): 417–422.

Возможная фаунистическая связь Индии с Африкой (и Европой) по Кохистанской вулканической островной дуге в конце мела – начале палеоцена

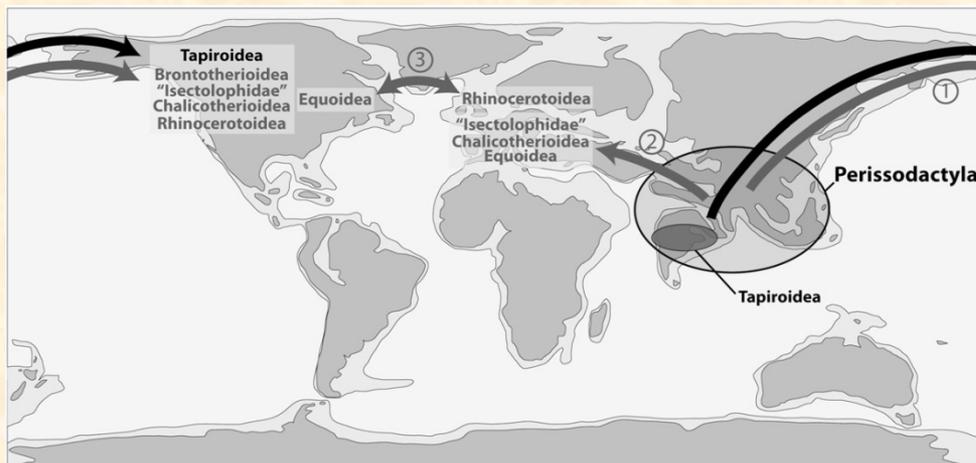
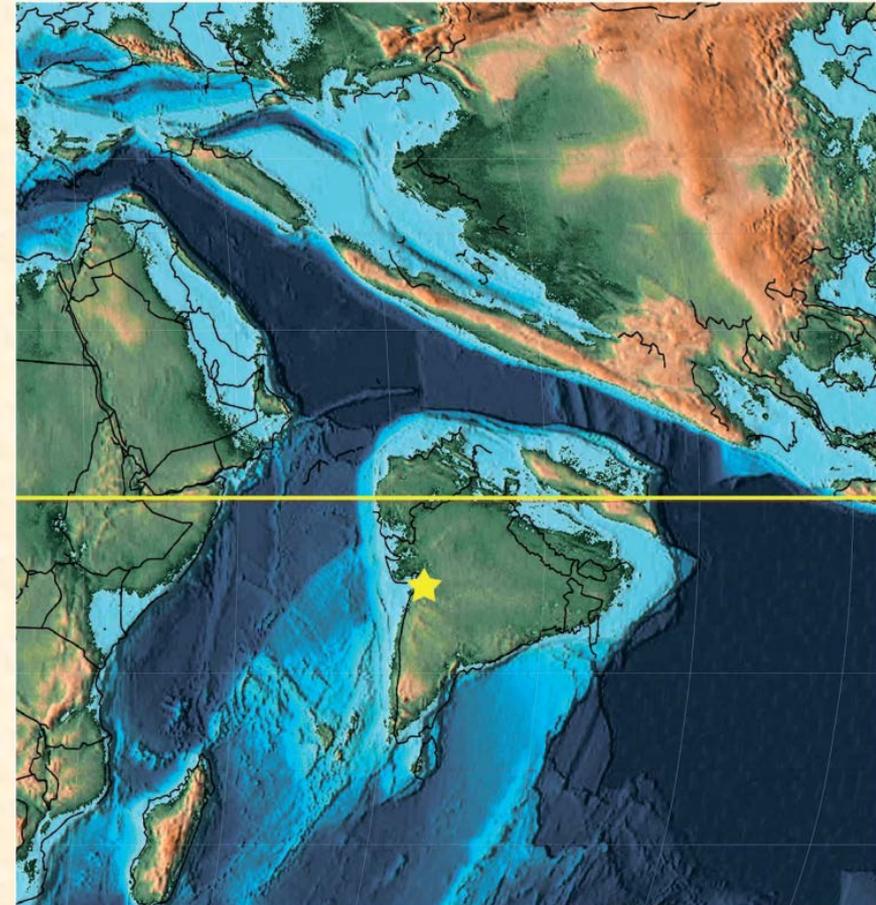
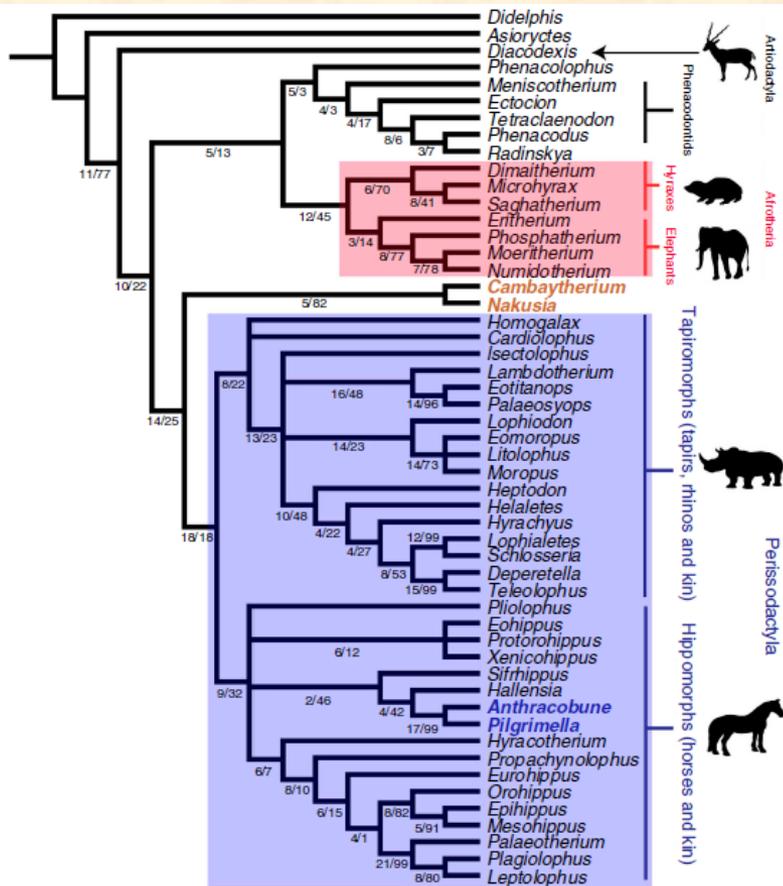


*Indolestes kalamensis* Kapur et al., 2017, ранний эоцен (54.5 млн. л.н.) Индии

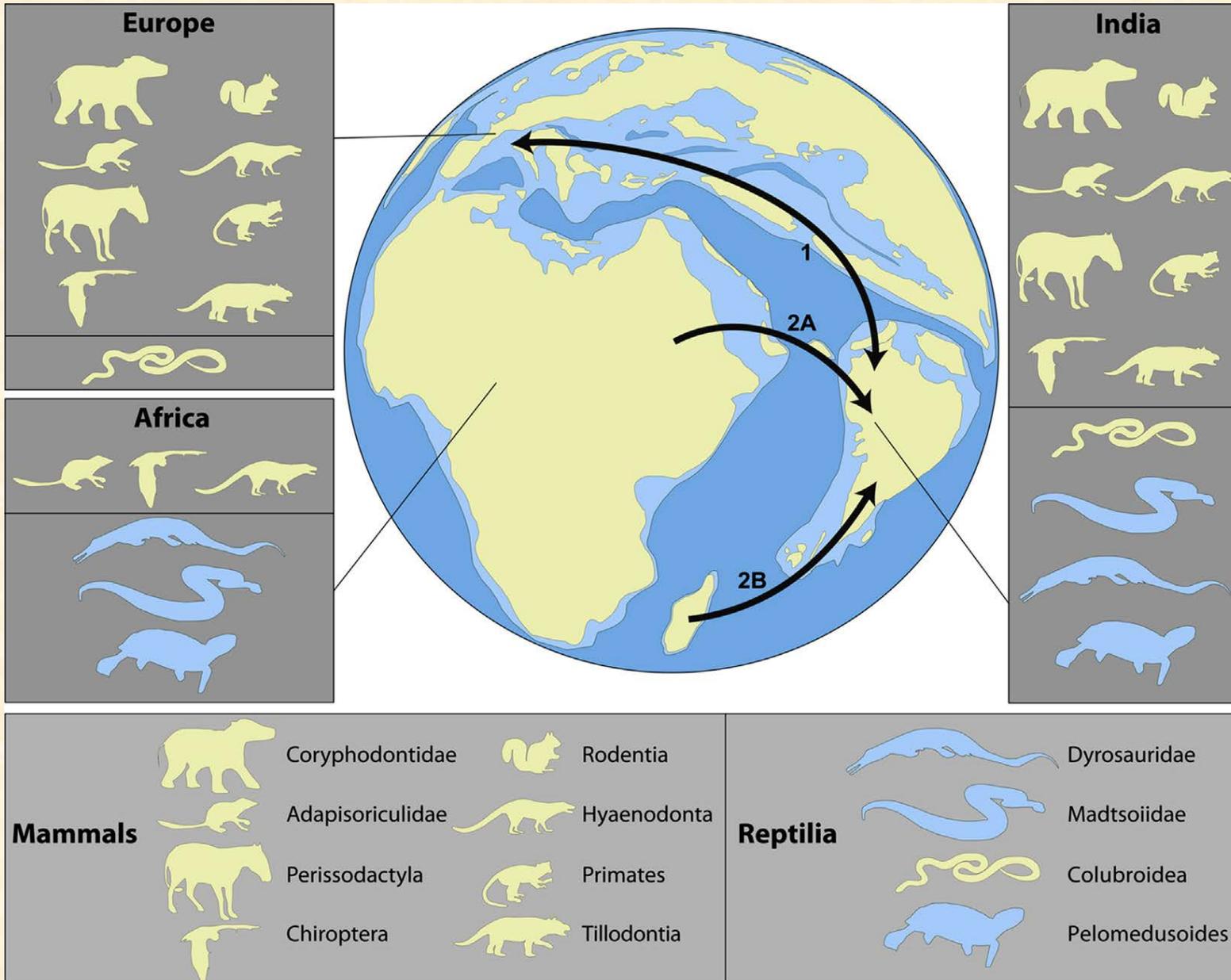


**Kapur V.V. et al. 2017.** First mammal of Gondwanan lineage in the early Eocene of India. *Comptes Rendus Palevol*. DOI: 10.1016/j.crpv.2017.01.002

## Perissodactyla (непарнокопытные): индийские корни?



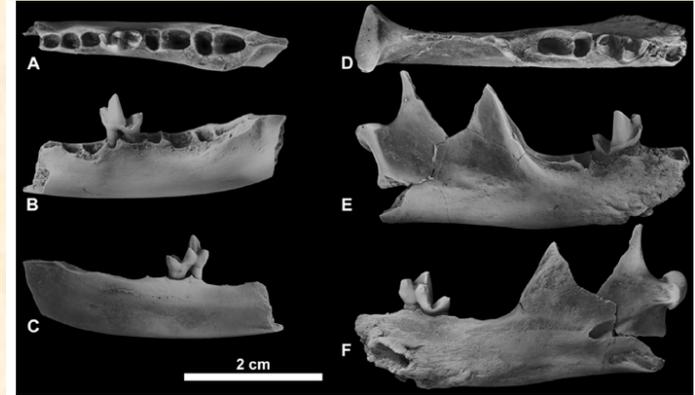
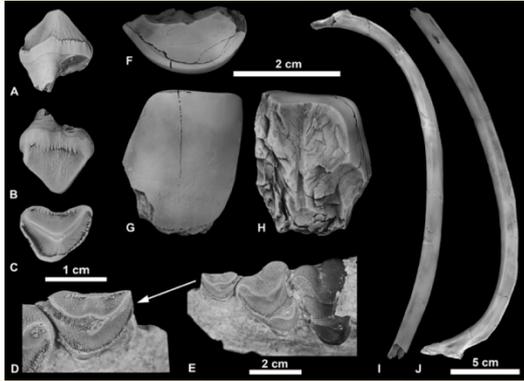
Rose K.D. et al. 2014. Early Eocene fossils suggest that the mammalian order Perissodactyla originated in India. Nature Comm.: 55570. 10.1038/ncomms6570.



**1,** двунаправленная миграция «лавразиатских элементов» (желтые фигуры) через Неотетис по Кохистан-Ладахской островодужной системе;

**2А-В,** миграции «гондванских элементов» (голубые фигуры, только рептилии) из Африки (2А) вдоль южной оконечности Неотетиса или с Мадагаскара (2В).

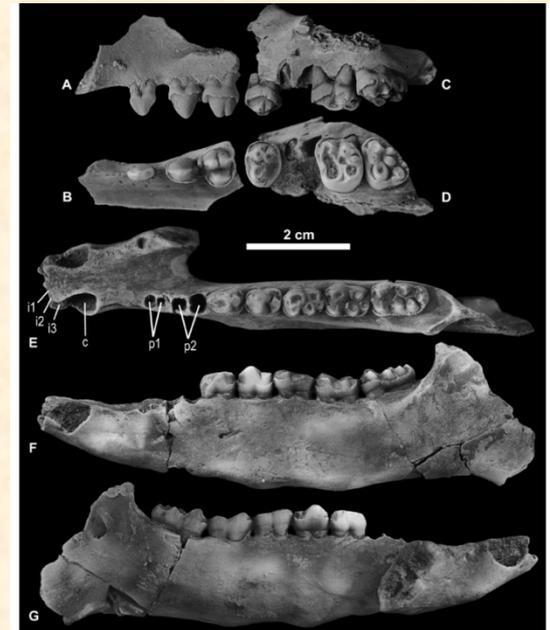
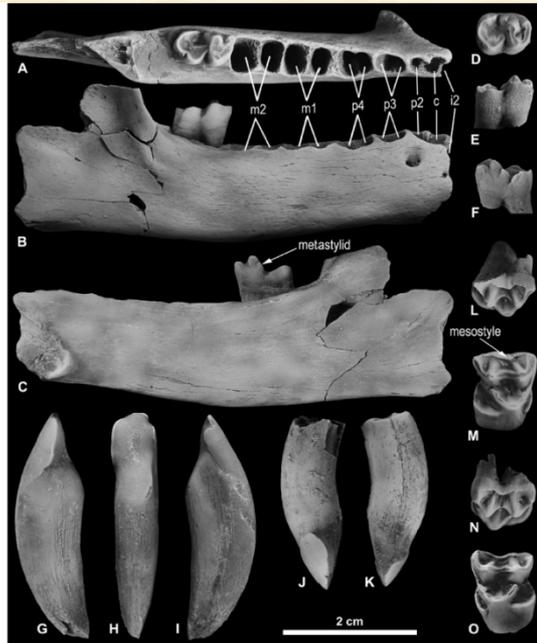
**Pantodonta:** cf. *Coryphodontidae* indet.    **Rodentia:** cf. *Melomys* sp.    **Creodonta, Hyaenodonta:** *Indohyaenodon raoi*



**Tillodontia:**  
*Indoesthonyx suratensis*

**Primates:**  
*Marcgodinotius indicus*

**Perissodactyla, Cambaytheriidae:**  
*Cambaytherium gracilis*



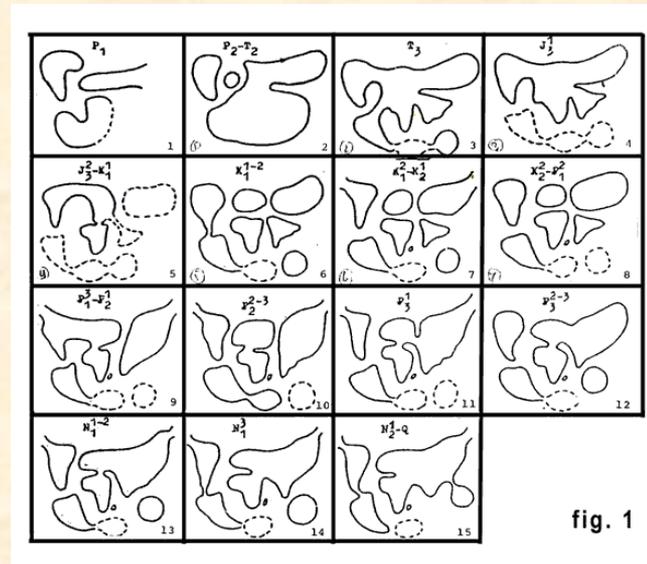
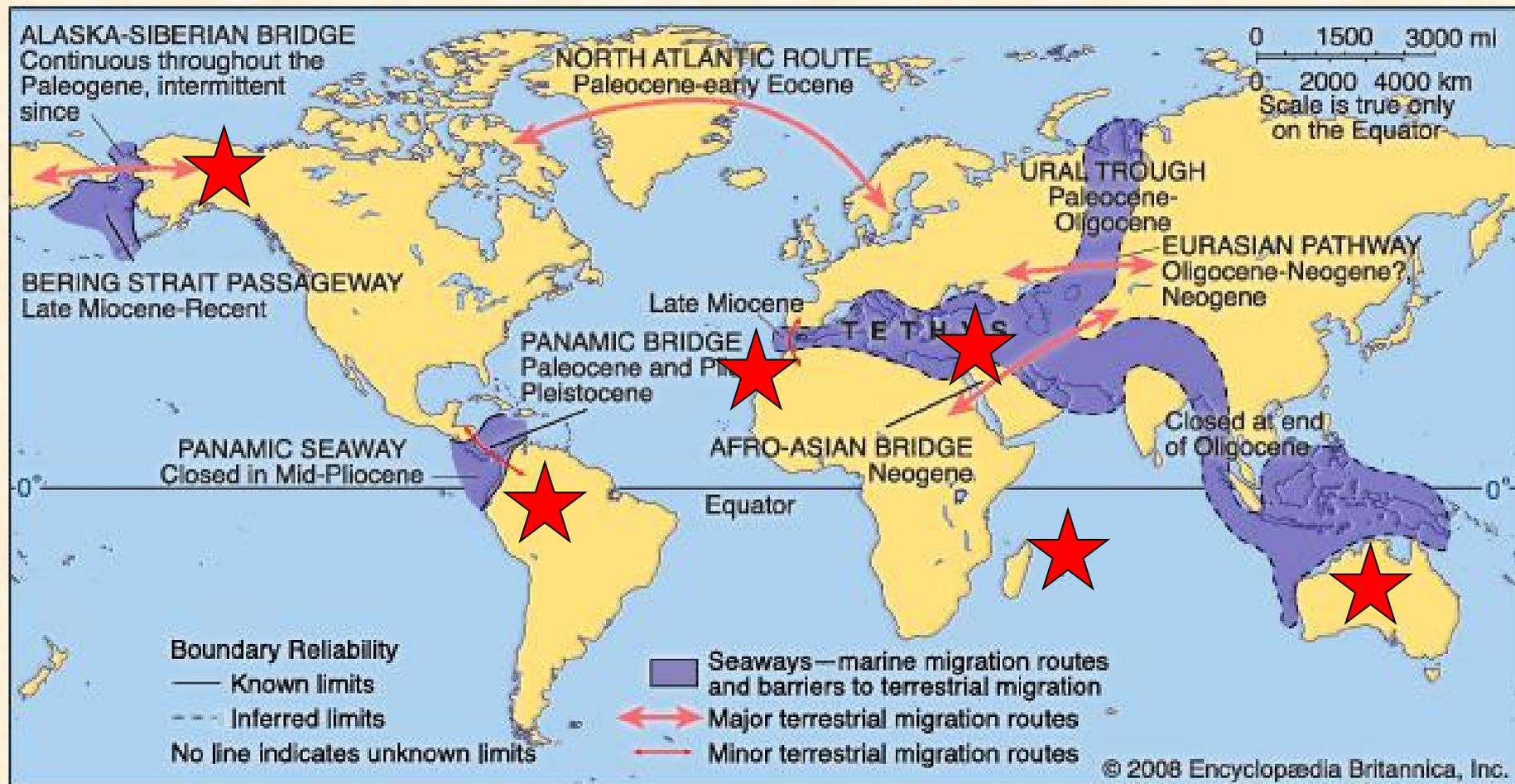


fig. 1

- Фауны палеогена Северного полушария.
- Эндемичные континентальные фауны палеогена Южного полушария: южноамериканская (сумчатые, неполнозубые, южные копытные, затем также кавиоморфные грызуны и широконосые обезьяны), африканская (хоботные, даманы и др.), мадагаскарская (лемуры, тенреки и др.), австралийская (однопроходные, сумчатые).
- Данные по Антарктиде и Индии.
- Миграции неогена: фаунистические обмены между Африкой и Евразией, Евразией и Северной Америкой в миоцене, Северной Америкой и Южной Америкой в плиоцене.
- Четвертичный период.

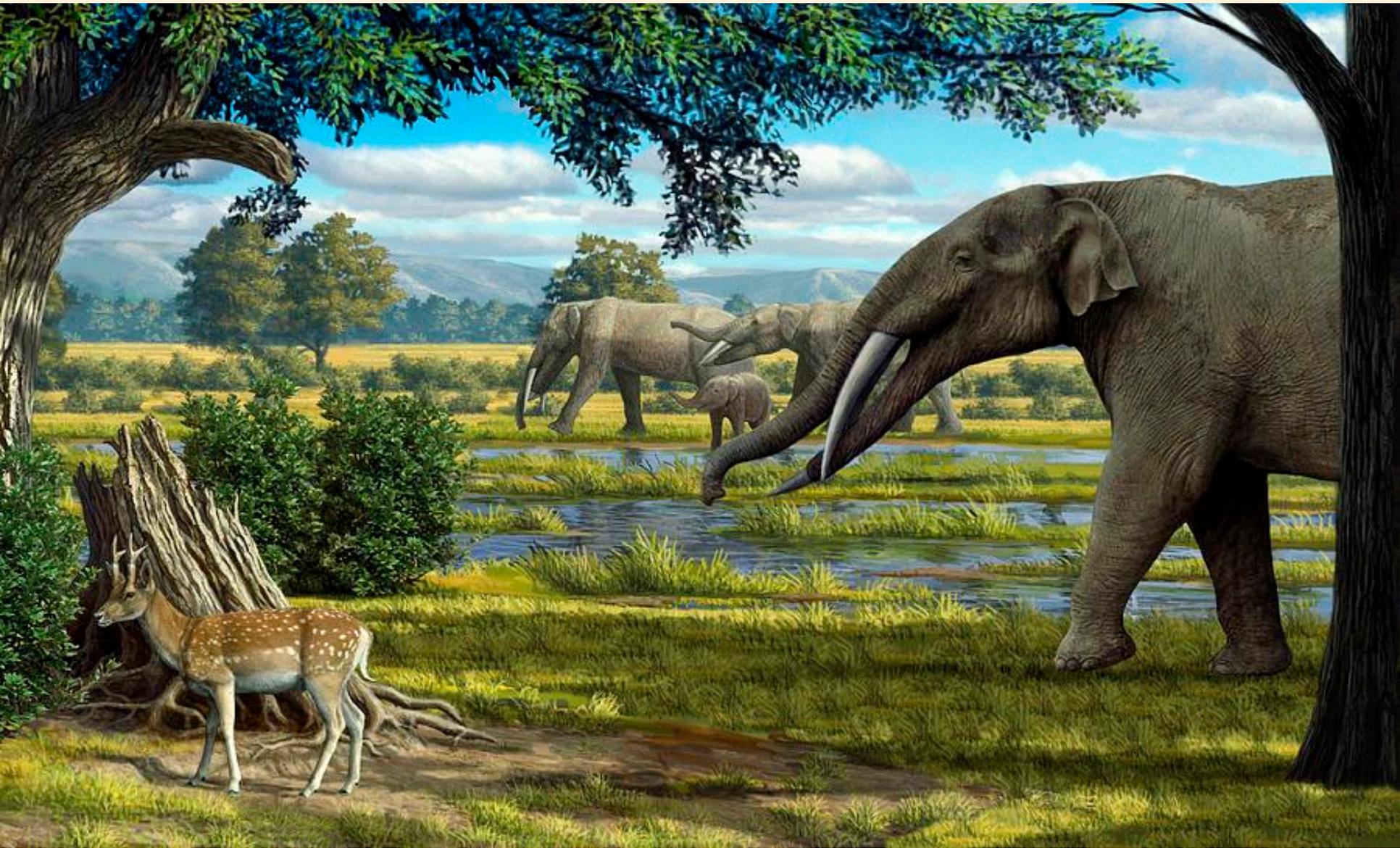


Звездами отмечены важные зоогеографические факторы для фаун миоцена: наличие **Берингийского моста** (фаунистическая связь Северной Америки с Азией до позднего миоцена), единой **Евразийской суши** (фаунистическая связь Азии с Европой с рубежа олигоцена и миоцена), **Афро-Азиатского моста** (фаунистическая связь Азии с Африкой с раннего миоцена), **Европейско-Африканского моста** (фаунистическая связь Южной Европы с Северной Африкой в позднем миоцене), **изоляция фаун Южной Америки** (до середины плиоцена), **Мадагаскара и Австралии** (до плейстоцена).

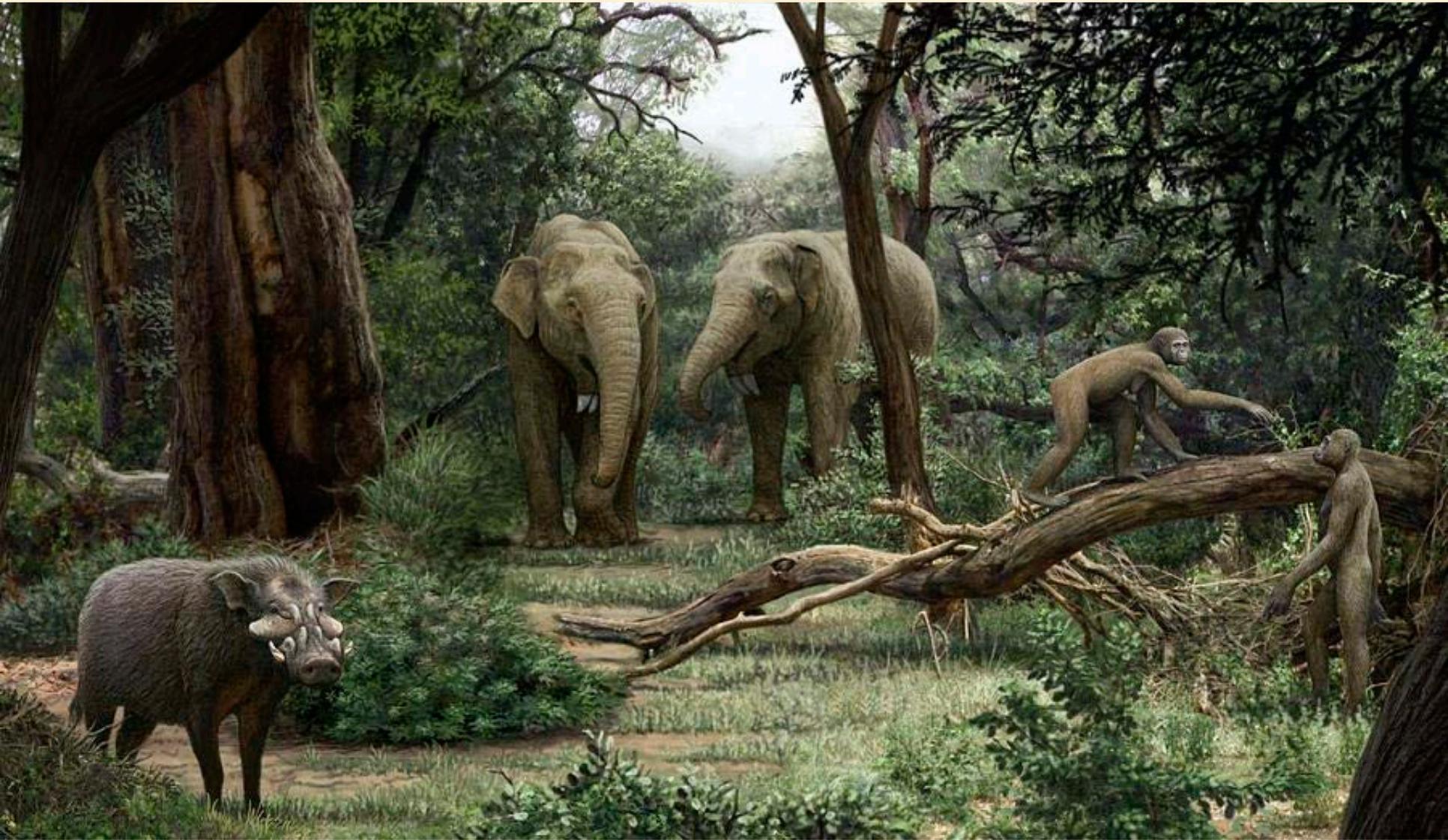
## Миграции неогена

Начало миоцена было ознаменовано величайшей миграцией млекопитающих между континентами. Многие группы евразийских млекопитающих достигли Северной Америки (в том числе носороги, халикотерии, жвачные, вилороговые, куньи, амфициониды, медвежи, енотовые, некоторые насекомоядные, зайцеобразные и грызуны, а позже кошачьи и мастодонты), а некоторые группы из Северной Америки распространились в Европу (в частности, лошадиные). К концу раннего миоцена (около 18 млн. л.н.), когда Аравийский полуостров соединился с Азией, животные стали мигрировать в Африку (носороги, свиньи, олени, жирафы, полорогие, виверровые, амфициониды, псовые, кошачьи) и из Африки – в Азию и Европу (мастодонты, динотерии, антропоидные приматы, африканские креодонты, позже даманы и даже трубкозубы).





До неогена хоботные были исключительно африканской группой. В конце раннего миоцена, 18 млн. л.н., мастодонты-гомфотерии (*Gomphotheriidae*) проникли в Евразию, а 16.5 млн. л.н. по Берингийскому мосту прошли в Северную Америку, дав начало мощной местной радиации.



Многие группы парнокопытных в миоцене проникли в Африку, где эволюционировали наряду с местными группами, такими как хоботные динотерии и человекообразные приматы.



Лошадиные, до неогена развивавшиеся исключительно в Северной Америке, в раннем миоцене широко распространились в Евразии.



В позднем миоцене лошадиные вселились в Африку.



Высшие приматы (включая Cercopithecidae) к концу неогена широко распространились в Евразии.

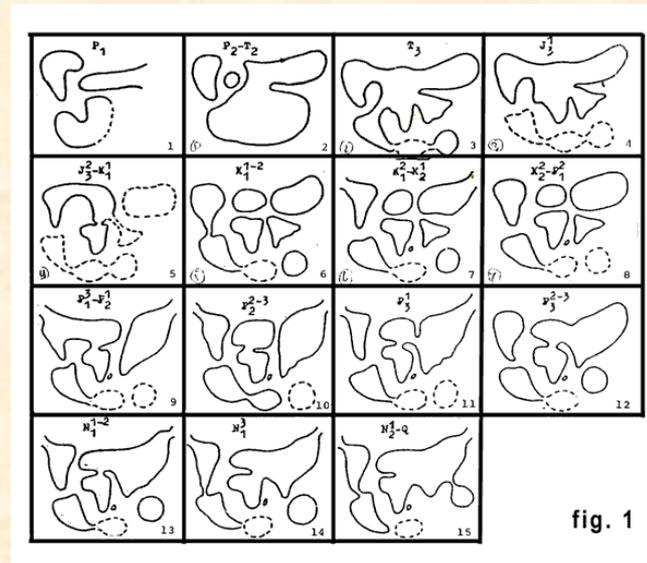
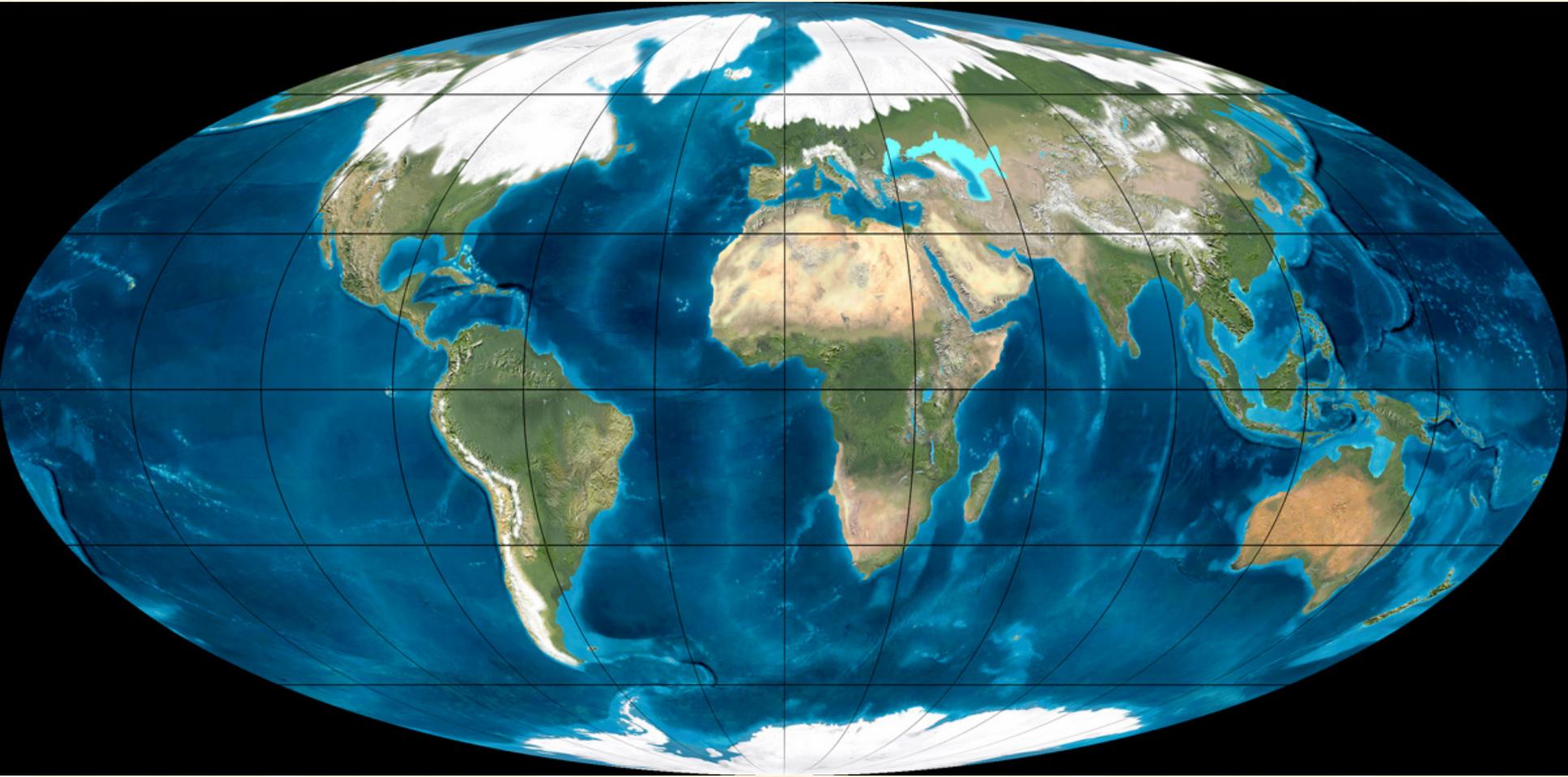


fig. 1

- Фауны палеогена Северного полушария.
- Эндемичные континентальные фауны палеогена и неогена Южного полушария: южноамериканская (сумчатые, неполнозубые, южные копытные, затем также кавиоморфные грызуны и широконосые обезьяны), африканская (хоботные, даманы и др.), мадагаскарская (лемуры, тенреки и др.), австралийская (однопроходные, сумчатые).
- Данные по Антарктиде и Индии.
- Миграции неогена: фаунистические обмены между Африкой и Евразией, Евразией и Северной Америкой в миоцене, Северной Америкой и Южной Америкой в плиоцене.
- Четвертичный период.

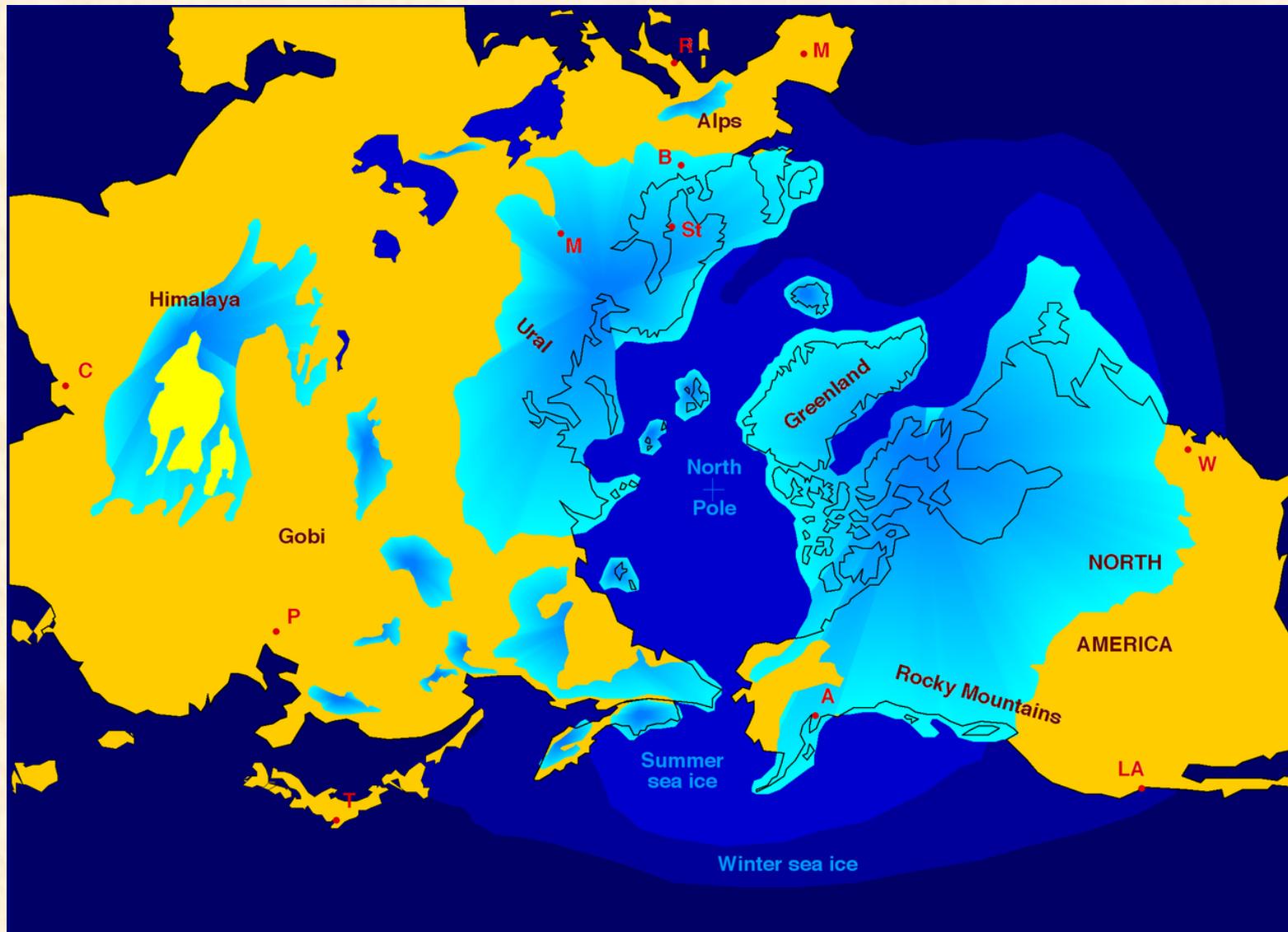


**Четвертичный период, или антропоген, или квартал** – начался 2.588 млн. л.н.

**Плейстоцен** (2.588 млн. л.н. – 11.7 тыс. л.н.) – время великих оледенений, когда ледниковые эпохи (стадиалы) чередовались с относительно теплыми межледниковьями (интерстадиалами).

110–11.7 тыс. л.н.: последняя ледниковая эпоха

26.5–19 тыс. л.н.: максимум последнего оледенения



Ландшафты и типичные представители фауны ледниковых этапов позднего плейстоцена Европы: шерстистый мамонт *Mammuthus primigenius*, шерстистый носорог *Coelodonta antiquitatis*

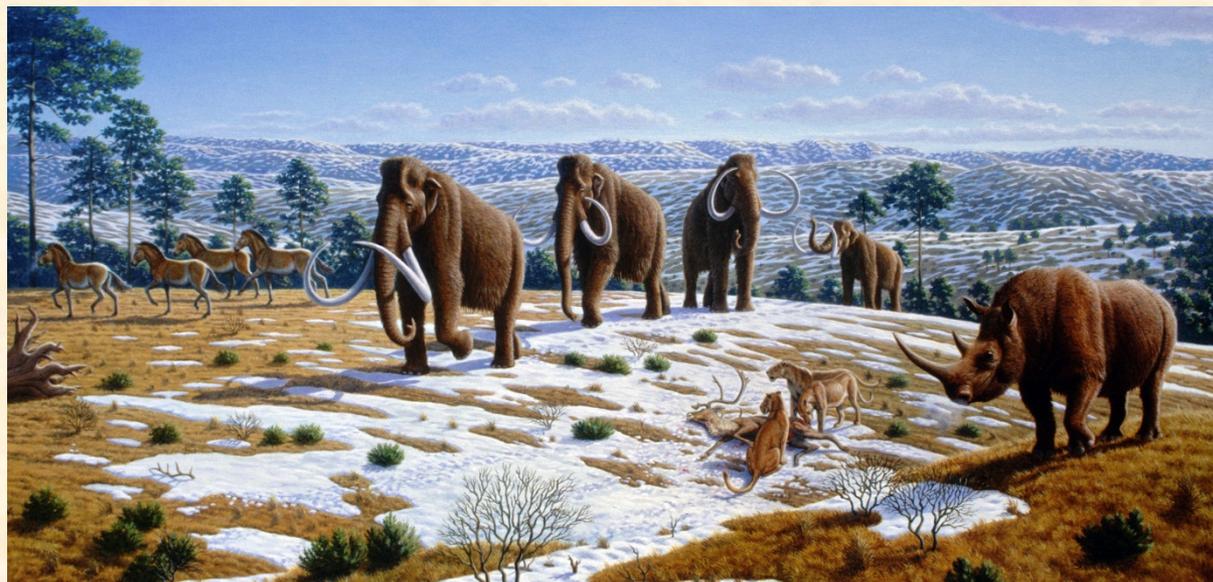


Ландшафты и типичные представители фауны интерстадиалов (межледниковий) позднего плейстоцена Европы: лесной слон *Palaeoloxodon antiquus*, европейский бегемот *Hippopotamus antiquus*, пещерная гиена *Crocota crocuta spelaea*, пещерный лев *Panthera leo spelaea* (два последних вида хищных характерны и для фаун ледниковых этапов)





**Берингия:** бизоны, овцебыки, лошади, заяц, песец, волки, снежный баран, короткомордый медведь-арктод, бурый медведь, мамонты, россомаха, пещерные львы, широколобый лось, гомотерии, сайга, барсук, суслик



**Евразия:** лошади, шерстистые мамонты, северный олень, пещерные львы, шерстистый носорог



**Европа:** пещерный лев, лесные слоны, тур, бизоны, большой носорог Мерка



**Северная Америка:** гигантский короткомордый медведь *Arctodus simus*, гигантские длинноногие бизоны *Bison latifrons*



**Евразия:** большерогий олень *Megaloceros giganteus*

*Благодарю за внимание!*

*А.В. Лопатин*



**Рефераты присылать до 17 апреля 2020 г. на e-mail: gorlova@paleo.ru**

## **Темы рефератов**

- 1. Появление и становление жизни на Земле.**
- 2. Древний мир РНК.**
- 3. Древний Мир вирусов и модель перехода от доклеточного мира РНК к археям и бактериям.**
- 4. Древнейшие этапы эволюции биосферы.**
- 5. Бесскелетная вендская (эдиакарская) биота.**
- 6. Кембрийский «эволюционный взрыв» и становление основных групп организмов в палеозое.**
- 7. Этапы процесса освоения суши растениями и животными в палеозое.**
- 8. «Тетраподизация» кистеперых рыб и возникновение четвероногих.**
- 9. Появление и ранняя эволюция насекомых.**
- 10. Систематическое и экологическое разнообразие наземных позвоночных позднего палеозоя.**
- 11. Характеристика пермского массового вымирания.**
- 12. Систематическое и экологическое разнообразие мезозойских пресмыкающихся.**
- 13. «Орнитизация» высших архозавров и происхождение птиц.**
- 14. «Маммализация» териодонтов, происхождение и ранняя радиация млекопитающих.**
- 15. Происхождение покрытосеменных и меловая перестройка биоты.**
- 16. Характеристика массового вымирания на рубеже мела и палеогена.**
- 17. Происхождение современных отрядов плацентарных млекопитающих.**
- 18. Формирование современной биоты и ее биогеографических особенностей.**
- 19. Этапы антропогенеза и факторы эволюции гоминид.**
- 20. Свободная тема по выбору студента в рамках курса «Эволюция биосферы».**

**На 09.04.2020 приняты 6 рефератов: Фадеевой К.В. (201), Кошевого Н.Г. (201), Трофимовой А.С. (202), Чемакос М.А. (211), Лапиной С.А. (202), Гласовой Н.В. (219).**