

УДК 569.73

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ РАННИХ CETARTIODACTYLA И РЕКОНСТРУКЦИЯ ЕЕ ПРОПУЩЕННОГО НАЧАЛЬНОГО ЗВЕНА

© 2013 г. И. А. Вислобокова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: ivisl@paleo.ru

Поступила в редакцию 05.07.2012 г.

Принята к печати 10.11.2012 г.

Анализ биоразнообразия и экологической эволюции эоценовых Cetartiodactyla на фоне изменений биосферы, биоты и палеогеографии позволил разработать модель происхождения, становления и расселения группы. Прослежены основные направления экогенеза, данные по распространению, связь основных событий в эволюции группы с крупными абиотическими и биотическими событиями и подтверждена возможность происхождения Cetartiodactyla в мелу, предполагаемая молекулярными данными. Показано, что Cetartiodactyla могли появиться в позднем мелу Азии на уровне 30°–40° с.ш. или на юге Индокитая и рано дивергировали на Cetacea и Artiodactyla. Предлагаемая модель подтверждает монофилетичность Cetartiodactyla, Artiodactyla и Cetacea. Наличие пропущенного начального звена объясняет значительные изменения в строении Archaeoceti (в частности, зубной системы) по сравнению с Artiodactyla. По экологии эоценовые Artiodactyla были ближе к исходному типу меловых эутериев.

DOI: 10.7868/S0031031X13050127

### ВВЕДЕНИЕ

Среди млекопитающих группа Cetartiodactyla — одна из самых многочисленных и разнообразных. Cetartiodactyla известны в ископаемом состоянии с эоцена (~56 млн. л.н.). Они доминировали во многих экосистемах палеогена, неогена и плейстоцена и очень разнообразны и ныне. Три четверти из 330 современных видов Cetartiodactyla принадлежит к отряду Artiodactyla (парнопалые), а одна четверть — к отряду Cetacea (китообразные). Палеонтологическая история этой группы, освоившей все пространство планеты от тропиков до полюсов, может быть ценным материалом для изучения эволюции биосферы и биоразнообразия, а также для биостратиграфии. Ископаемые Artiodactyla и Cetacea относятся к числу наиболее хорошо изученных групп. Получено много сведений по их индивидуальному и историческому развитию, генетике, экологии, распространению, коэволюции с окружающей средой. Изотопные анализы эмали зубов используются для реконструкции палеообстановок.

Экологическая эволюция и распространение Artiodactyla тесно связаны с эволюцией и экспансией покрытосеменных, ведущей наземной формы растений, активно модифицирующей биосферу с конца мела. Покрытосеменные — среда обитания и основной корм Artiodactyla. Вместе с ними Artiodactyla активно влияют на ландшафт и климат Земли и на все сообщество жизни на суше. Cetacea с эоцена влияют на сообщество жизни в морях и океанах. Знание основных направлений

эволюции Cetartiodactyla и данные по экологии и распространению палеогеновых форм позволяют реконструировать начальные этапы становления группы, пока не представленные в ископаемом состоянии. Значительный прогресс в изучении эволюции биосферы, палеогеографии, природно-климатических обстановок и растительного покрова, в частности, в мелу и палеогене, глобальные палеогеографические, климатические и фитогеографические схемы, в том числе созданные на основе обработки компьютерных баз данных, обеспечивают большую надежность такой реконструкции.

Предки Artiodactyla и Cetacea неизвестны. Предками Cetacea считали меловых Eutheria (Simpson, 1945; Dechaseaux, 1961; Мчедлидзе, 1970) и более поздние группы: Mesonychia (Van Valen, 1966; Luo, Gingerich, 1999), Artiodactyla (Gingerich et al., 2001; Rose, 2001; Geisler et al., 2007), Suiformes семейства Raoellidae (Thewissen et al., 2009) или каких-то вымерших Artiodactyla, похожих на современных африканских оленков рода Nyemoschus (Thewissen et al., 2009). Происхождение отряда Artiodactyla связывали с меловыми Eutheria (Kowalevsky, 1873–1874, 1875; Novacek, 1986, 1992; Prothero, 1993; Janis et al., 1998; Vislobokova, 1998, 2001; Vislobokova, Trovimov, 2002), архаичными копытными Condylarthra или Arctocyonidae (Van Valen, 1966), формами, близкими к Ungulatomorpha (Nessov et al., 1998). По молекулярным данным, Cetartiodactyla появились в мелу (Shimamura et al., 1997; Zhou et al., 2011; Has-

sanin et al., 2012). По данным филогенетических анализов, Cetacea и Artiodactyla являются сестринскими группами (Thewissen et al., 2001; Gingerich et al., 2001; и др.), или Cetacea оказываются среди Artiodactyla и проявляют наибольшее родство с разными группами (от Hippopotamidae до Ruminantia) (Milinkovitch et al., 1998; Geisler et al., 2007; Spaulding et al., 2009; Hassanin et al., 2012; и др.). Филогенетическая неопределенность положения Cetacea отразилось в выделении разных кластеров, например: Whippomorpha (Ancodonta + Cetacea), Cetancodonta, Cetancodontomorpha (Cetacea + Hippopotamidae) и Cetruminantia (Ancodonta, Cetacea и Ruminantia).

В предыдущей статье о происхождении Cetartiodactyla (Вислобокова, 2013) проанализированы данные филогенетики и предложена модель начального этапа истории Cetartiodactyla на основе палеонтологических (сравнительно-морфологических) данных. Показано, что корни Cetartiodactyla идут к меловым наземным Eutheria генерализованного типа, а предковой для отрядов Artiodactyla и Cetacea могла быть гипотетическая базальная группа Cetartiodactyla. Дивергенцию Artiodactyla-Cetacea и адаптивную радиацию Artiodactyla с появлением подотрядов Ruminantia, Tylopoda и Suiformes я отношу к доэоценовому времени (>55 млн. л.н.). Молекулярное сходство Hippopotamidae и Cetacea, по моему мнению, отражает общность происхождения Artiodactyla и Cetacea и адаптации к водной среде, а разнообразие Artiodactyla и Cetacea в начале эоцена — не первое появление этих групп, а лишь начало их широкой экспансии.

Цель настоящей работы — дать реконструкцию доэоценового этапа экологической эволюции Cetartiodactyla, проанализировав динамику разнообразия, направления экогенеза, особенности расселения в эоцене и их зависимость от крупных биотических и абиотических событий, а также данные по современным видам Cetartiodactyla и меловым Eutheria. В работе предложена модель доэоцен-эоценовой экологической эволюции, происхождения и истории расселения группы с учетом данных по изменениям биосферы, положения и очертаний континентов, климата, атмосферы, ландшафтов, фауны и флоры. Показано, где и когда Cetartiodactyla могли появиться, какие из известных меловых Eutheria наиболее близки к гипотетическим предкам Cetartiodactyla. Предлагаемая модель не поддерживает достаточно широко распространенное предположение о парафилетичности отряда Artiodactyla.

Работа выполнена в рамках программ “Происхождение жизни и становление биосферы”, “Биологическое разнообразие”, при поддержке РФФИ №№ 11-04-00933-а, 11-06-12030-офи-м-2011. Ценные сведения об экологии и анатомии оленьков были получены мной в тропиках Вьет-

нама, где я была с Советско-Вьетнамской биологической экспедицией.

## ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ РАННИХ CETARTIODACTYLA

Основные события в эволюции Cetartiodactyla связаны с глобальными изменениями климата и палеогеографии, а Artiodactyla и ранних Cetacea — и с изменениями климата, географии и биоты материков Северного полушария. История становления и расселения Cetartiodactyla отражала направленность биосферных, в том числе климатических изменений, их колебательный характер и протекала с закономерностями, прослеживаемыми и в истории позднекайнозойской биоты. В мелу и палеогене крупные перестройки в наземных сообществах растительноядных Eutheria происходили на рубежах мел/палеоцен, палеоцен/эоцен и эоцен/олигоцен. Они сопровождались появлением новых экологических типов и миграционными волнами, тесно связанными с изменениями растительных сообществ и биомов. Колебания широтного положения биомов и их площадного распространения во времени сопровождались обновлениями флоры и фауны, масштаб которых зависел от амплитуды изменений биосферы. В процессе экологической эволюции пространство обитания растительноядных Eutheria расширялось, а их размеры увеличивались, главным образом, в связи с изменением условий обитания, гомеостаза и прессом хищников.

Artiodactyla и Cetacea — морфологически хорошо очерченные группы и представляют разные направления экологической эволюции. Данные по экогенезу этих групп в эоцене служат хорошей основой для реконструкции начального недостающего звена истории Cetartiodactyla. Особенности экогенеза эоценовых Cetartiodactyla, состояние климата и растительного покрова подтверждают возможность появления и существования Cetartiodactyla в мелу, предполагаемую сравнительно-морфологическими и молекулярными исследованиями. Они также показывают, что разнообразие Artiodactyla и Cetacea в раннем эоцене — это начало очередного этапа эволюции Cetartiodactyla при глобальном климатическом потеплении на рубеже палеоцена и эоцена, характеризующегося широкой экспансией этих групп.

Низкие темпы эволюции генеральных линий млекопитающих на ранних этапах их развития в сравнительно мало изменявшейся теплой биосфере позволяют предполагать, что эоценовые формы Cetacea и Artiodactyla не являлись начальными формами своих линий. Между первыми Cetacea и Artiodactyla и раннеэоценовыми представителями этих двух отрядов, скорее всего, был длительный промежуток (~20–30 млн. лет), пока не отраженный в их палеонтологической летописи. Такая разница во времени между первым по-

явлением предков группы и самой группы вполне возможна. Так, первое появление Ruminantia относится к ~56 млн. л.н., а Cervidae и Bovidae появились ~34 млн. л.н.

В интервале мел–эоцен могут быть выделены два основных этапа экологической эволюции Cetartiodactyla: доэоценовый (поздний мел – палеоцен) и эоценовый. Оба этапа проходили в условиях теплой биосферы на фоне эволюции покрытосеменных растений, широкого распространения и увеличения их разнообразия. Покрытосеменные известны с раннего мела (~125 млн. л.н.), в позднем мелу они были заметной составляющей растительных сообществ (Шереметьев и др., 2011). Длительность эоценового этапа была около 20 млн. лет, а длительность доэоценового не менее 10 млн. лет (длительности палеоцена).

Быстрый рост разнообразия и широкое распространение покрытосеменных и энтомофауны кайнозойского типа способствовали росту разнообразия мелких насекомоядных, насекомоядно-растительноядных и растительноядных форм Eutheria, а совершенствование локомоции привело к появлению пальцеходящих и копытных. Насекомоядно-растительноядные пальцеходяще-копытные формы представляли начальный уровень экологической адаптации, который независимо прошли все отряды копытных. Преобразование трибосферного (или примитивно трибосферического) типа коренных зубов в трибосферический тоже осуществлялось независимо в разных линиях Eutheria. Недавно была проанализирована возможность параллельного развития трибосферического типа у разных Theria, в частности, у Eutheria и Metatheria (Rich, Vickers-Rich, 2010).

#### Доэоценовый этап: Поздний мел–палеоцен

Мел – время появления Eutheria (плацентарных млекопитающих) и их первых радиаций. Быстрый рост разнообразия и широкое распространение покрытосеменных растений с середины мела способствовали росту разнообразия мелких насекомоядных, насекомоядно-растительноядных и растительноядных экоформ.

Доэоценовый этап истории Cetartiodactyla (гипотетический) – появление и начальная радиация Cetartiodactyla, появление отрядов Artiodactyla и Cetacea – проходил в теплой биосфере, климат Земли был безледниковым, полярные шапки и высокогорные ледники отсутствовали. Этот этап истории Cetartiodactyla мог начаться с позднемелового глобального похолодания начала позднего мела или конца мела и охватывать палеоцен с его постепенным повышением температуры.

**Климат, растительность, млекопитающие Северного полушария.** В конце раннего–позднем мелу до 40% континента Лавразия покрывалось морями. Теплый Арктический бассейн и меридиональные эпиконтинентальные моря-проливы,

Западный Внутренний пролив на Северо-Американском континенте и Тургайский пролив – Западно-Сибирское море в Восточной Лавразии, обеспечивали выравнивание широтных палеотемператур. Палеошироты между 60° и 85° с.ш. занимал гумидный умеренный климатический пояс, средние приблизительно между 30° и 60° с.ш. – гумидный теплый климатический пояс, с юга к нему прилегал тропически-экваториальный аридный пояс (или аридный) (Чумаков, 2004). По планктонным фораминиферам, тропическая область в Мировом океане могла доходить до 40° с.ш. В тропически-экваториальный аридный пояс входила почти вся область Тетиса. С раннего мела в Средней и Юго-Восточной Азии находились области повышенной аридизации (с аллювиально-озерными красноцветами, эвапоритами) (Жарков и др., 2004). Эти регионы лежали в дождевой тени Тибетско-Индокитайского краевого вулканического пояса (Чумаков, 2004). В конце мела к ним добавилась область Зейя-Шуанляо на востоке. В сеномане область с наименьшим количеством осадков пересекала Азию от Пакистана до Северо-Восточного Китая (Герман, 2004а). В течение мела наблюдались некоторые колебания в положении границ поясов, особенно тропически-экваториального аридного пояса. В восточной части Азии в коньякском и маастрихтском веках он значительно продвигался к северу, в маастрихте почти до 60° параллели (Герман, 2004б).

Этим климатическим поясам соответствовали три фитогеографические области (или фитоохории): (1) Сибирско-Канадская, с хвойно-широколиственными лесами, среди покрытосеменных преобладали листопадные растения, (2) Европейско-Синийская и (3) Экваториальная, с многочисленными и разнообразными пальмами (Вахрамеев, 1988; Вахрамеев, Мейен, 2002; Герман, 2004а, б, 2011). Глобальное похолодание в маастрихте привело к большей дифференциации климата, расширению аридных поясов и их продвижению в средние широты (Гамалей, Шереметьев, 2008). По данным Л.Ю. Буданцева (1986; Budantsev, 1992), на востоке США, западе Гренландии, в Европе и Западном Казахстане был распространен атлантический тип флоры тропического и субтропического климатов, а на Ангаро-Берингийской суше и западе Канады и США – флора пацифического типа умеренного и теплоумеренного климата. К. Уиллис и Д. МакЭлвайн (Willis, McElwain, 2002) выделили шесть биомов: (1) прохладноумеренный выше палеошироты 65°, с доминированием вечно-зеленых и листопадных хвойных с папоротниками и гинговыми, (2) теплоумеренный между широтами 65° и 45°, с многочисленными покрытосеменными, хвойными, папоротниками и цикадовыми; (3) зимневлажный с климатом, сходным с современным средиземноморским; (4) субтропический пустынный

(флоры не известны, но широко распространены эвапоритовые отложения, в частности в Индокитае); (5) тропический летневлажный с полулистопадными лесами, близкий к климату современных саванн, (6) тропический постоянновлажный, в котором доминировали пальмы; для биомов 2–5 были характерны многочисленные покрытосеменные, хвойные, папоротники и цикадовые.

Пояс дождевых экваториальных лесов, по-видимому, не был развит, и в аридном поясе Лавразии существовали лишь отдельные области гумидного экваториального климата (его “зародыши”: Чумаков, 2004). Палеоботанические данные для Юго-Восточной Азии очень скудны. Но присутствие областей повышенной гумидности в ее прибрежных районах вполне вероятно. В Юго-Восточной Лавразии в сеномане области повышенной гумидности фиксируются вблизи 30° с.ш. (у Желтого моря) и на п-ове Индокитай (Герман, 2004а, рис. 19). В позднем мелу юг Индокитая, возможно, входил в периферийную зону океана (Жарков и др., 2004, рис. 9–16). В таком случае, в зону повышенной гумидности, вероятно, могли попасть лишь северные районы Вьетнама и Таиланда.

В позднем мелу, по палеоботаническим данным, среднегодовые температуры на широте 62°–76° составляли 8°–13°C; в среднеширотном гумидном поясе – до 20°C; а на юге Азии – до 26°C (Герман, 2004б; Чумаков, 2004). Температура приэкваториальных вод Мирового океана резко снижалась в сеномане (до 18–24°) и в мастрихте (до 17–19°). Сейчас температура вод вблизи экватора 24–30°C, а в Арктике – 0–5°C. Среднегодовая температура в сеномане на широте 40°–45° не превышала 20.2°C, а влажность составляла до 2250 мм в год. В современных широколиственных дождевых тропических лесах выпадает свыше 2000–2500 мм осадков в год.

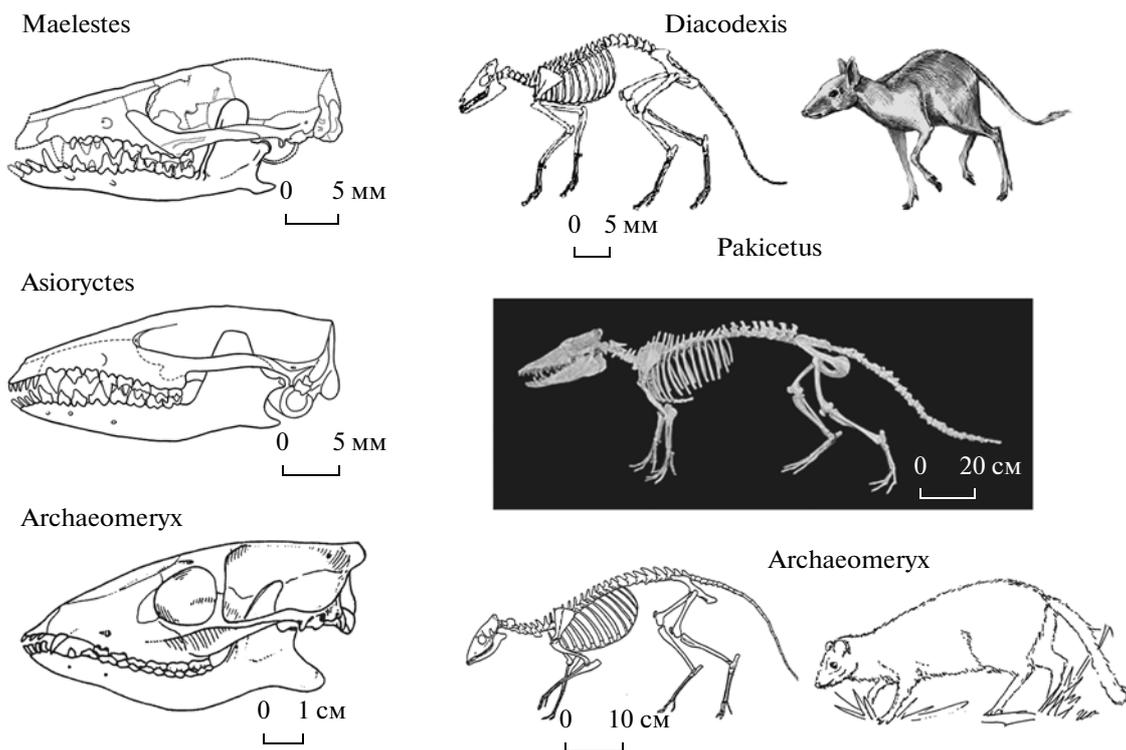
В палеоцене увеличились широтная дифференциация климата и контрастность среднегодовых и сезонных температур, особенно в средних и высоких широтах (Ахметьев, 2004). В середине палеоцена температура воды в Мировом океане повысилась до 9° (стала выше на 1°, чем на границе мела и палеогена) (Zachos et al., 2001). Область влажного субтропического и паратропического климата занимала средние широты Северного полушария между 30°–60° с.ш. и включала всю Западную Европу. Общая площадь умеренно-теплых, гумидных регионов, покрытых лесами, увеличилась, аридные пояса сократились. В Азии аридный пояс тянулся от Каспийского до Желтого моря через Среднюю Азию и Китай. В Индокитае доминировали влажные тропические леса. Среди растительных палеоцен были многочисленны и разнообразны архаичные копытные “Condylarthra”. Они обитали в Северном полушарии и, возможно, в раннем палеоцене в Южной

Америке (Тиупампа, Боливия: Muizon, Cifelli, 2000).

В палеоцене пока найдены только несколько неполных нижних челюстей древнейших парнопалопоподобных копытных: *Ganungulatum xincunliense* (ноншаньские слои, бассейн Чицзян, Цзянси) (Ting et al., 2007) и *Yuodon protoselenoides* (бассейн Наньсюн, Квантунский п-ов) (Zhou et al., 1977). Эти мелкие формы обитали на юго-востоке Китая. Они имеют моляризованные нижние предкоренные. *Ganungulatum* похож на раннеэоценовых *Artiodactyla*, в частности *Gujaratia pakistanensis* (= *Diacodexis pakistanensis*) и *Wutuhyus primaveris*. Их размеры примерно такие же, как у *G. pakistanensis*, и мельче, чем у *Wutuhyus*. Уровень моляризации нижних P<sub>3</sub> и P<sub>4</sub> выше, чем у кондилартр семейства *Arctocyonidae* (с более тригуберкулярной структурой зубов), а форма ряда резцов сходна с таковой у *Gujaratia* и *Lophiomeryx* (Ting et al., 2007). *Yuodon protoselenoides* отнесен к группе *Anagalida* (McKenna, Bell, 1997).

**Базальные *Cetartiodactyla* (гипотетические) и их предки.** Предками *Cetartiodactyla*, по-видимому, были мелкие наземные позднеэоценовые *Eutheria* генерализованного типа, а *Artiodactyla* и *Cetacea* произошли от гипотетической базальной группы *Cetartiodactyla* с близким к примитивно трибосфеническому (почти тригуберкулярному) типу строением зубов, примитивным двублоковым астрагалом артиодактильного типа и копытцеобразными третьими фалангами (Вислобокова, 2013). Экологическая эволюция доэоценовых *Cetartiodactyla* и увеличение размеров представителей этой группы были сопряжены с ландшафтно-климатическими изменениями, ростом разнообразия покрытосеменных, формированием подлеска, надпочвенной подстилки и почвы и приуроченных к ним комплексов микро- и мезобиоты, беспозвоночных и мелких позвоночных, а у части – и с переходом к полуводному образу. Существенное изменение метаболизма у последних способствовало увеличению их размеров.

Первые *Cetartiodactyla* могли появиться в экотонной зоне влажного теплого (тропического) леса, прилегающей к менее влажным биотомам. Все современные наиболее архаичные *Cetartiodactyla* (оленьки, пекари, речные дельфины) живут в тропиках. Начальная история *Cetartiodactyla*, вероятно, протекала во влажном и очень теплом (тропическом) климате в лесах, в подлеске которых было много разнообразных покрытосеменных. Там имелось большое количество плодов, листья, грибов, беспозвоночных и мелких позвоночных, которыми они могли питаться. Среди подходящих в пищу для *Cetartiodactyla* беспозвоночных в подлеске, почве и лесной подстилке, очевидно, были насекомые, моллюски, ракообразные (мокрицы), черви (пиявки и др.). Эти животные входят в пищевой рацион современных архаичных *Artiodactyla*, обитающих в тропиках. Доэоцено-



**Рис. 1.** Позднемиеловые Eutheria и ранне-среднеэоценовые Cetartiodactyla: Maelestes и Asioryctes, Монголия, формация Джадохта, 75–71 млн. л.н. (по Wible et al., 2004, 2007); Diacodexis, Северная Америка, нижний эоцен (Rose, 1982); Pakicetus, Пакистан, нижний эоцен, формация Кульдана (по Thewissen et al., 2009); Archaeomeryx, Китай, Ула-Усу, средний эоцен, 49–40 млн. л.н. (по Vislobokova, 2001; Vislobokova, Trofimov, 2002).

вые Cetartiodactyla могли быть наземными всеядными (плотоядно-растительноядными) формами и представляли переходную ступень от насекомоядности Eutheria генерализованного типа к растительноядности и смешанноядности у Artiodactyla и плотоядности у Cetacea. Их численность и разнообразие были очень низкими. Они были очень маленькими наземными млекопитающими (с мышью и не больше крысы) и прятались от хищников в зарослях подлеска. Рост разнообразия низкорослых покрытосеменных сопровождался радиацией насекомоядно-растительноядных мелких млекопитающих, а пресс хищников, некоторая разреженность растительного покрова и/или сообществ покрытосеменных, “лесные завалы” вблизи почвенного покрова и некоторое усиление сухости могли способствовать увеличению подвижности этих животных, совершенствованию прыжковой локомоции, появлению двублокового астрагала артиодактильного типа и, таким образом, началу их триумфального завоевания планеты. Прыжковая локомоция первых Cetartiodactyla могла немного походить на таковую у современного оленка *Tragulius* пари и мало отличаться от локомоции меловых мелких наземных эутериев. В позднем мелу наиболее подходящие для появления первых Cetartiodactyla экологические ниши могли находиться в Азии на стыке Европейско-

Синийской и Экваториальной фитохорий или в зонах повышенной гумидности аридной области. В отличие от современного дождевого тропического леса, где велика доля животных, обитающих в верхних ярусах растительности, в тропических лесах мела и палеогена, по-видимому, было много животных надпочвенной зоны и присутствовали амфибионты. Высокая продуктивность тропических лесов обеспечивается высокой скоростью циркуляции биогенных веществ. В первую очередь этим объясняется выпадение доэоценовых Cetartiodactyla из палеонтологической летописи.

**Artiodactyla.** Доэоценовые Artiodactyla, скорее всего, были очень мелкими насекомоядно-растительноядными формами. Строение эоценовых Artiodactyla генерализованного типа – ранне-среднеэоценовых Diacodexidae *Diacodexis* и *Gujaratia* (Suiformes) и эоценового *Archaeomeryx* (Ruminantia) – дает представление об архетипе Artiodactyla (рис. 1). Он развился из генерализованного типа меловых эутериев. В основании отряда Artiodactyla, очевидно, стояли мелкие всеядные формы, от которых позже произошел широкий спектр разнообразных наземных растительноядных и смешанноядных парнокопытных, включая немногие полуводные формы. *Diacodexis* и *Archaeomeryx* напоминали меловых насекомояд-

ных Eutheria особенностями черепа и скелета, строением зубной системы, пятипалыми передними лапами (с элементами стопохождения), длинным хвостом. Archaeomeryx походил на этих животных и формой верхних резцов, переднего носового отверстия (как у Leptictidae), примитивным строением эмали зубов (Vislobokova, Dmitrieva, 2000; Vislobokova, Trofimov, 2002; и др.). У Archaeomeryx и Diacodexis была прыжковая форма бега (Rose, 1982; Vislobokova, Trofimov, 2002).

Некоторое сходство с базальным типом питания Cetartiodactyla сохраняют современные архаичные Ruminantia и Suiformes из вечнозеленых широколиственных тропических дождевых лесов Азии, Африки и Северной Америки. По экологии к доэоценовым Cetartiodactyla наиболее близки оленики (Tragulus из Южной Азии и Nyemoschus из Африки). В пищевой рацион оленьков, наряду с листвой, входят плоды и животная (белковая) пища (разные беспозвоночные и мелкие позвоночные), а в рацион Nyemoschus – и водные организмы. Желудок у оленьков простой, отличается от желудка высших Ruminantia отсутствием книжки (omasum) для переработки растительной жвачки. В условиях неволи Tragulus охотно ест сырое мясо. Африканские дукеры, самые мелкие современные Bovidae, поедают листву, плоды, насекомых, мелких позвоночных и падаль. Современные пекари, небольшие свинообразные, населяющие субтропики и тропики Северной и Южной Америки, также питаются смешанной пищей.

В мелу эволюция Cetartiodactyla, по всей видимости, протекала в Азии южнее 40° с.ш., в тропически-экваториальном аридном поясе, а в палеоцене Cetartiodactyla начали распространяться в прилежащие влажные биомы. Доэоценовые Artiodactyla были меньше эоценовых и относились к очень мелкому размерному классу (весом от 4 до 100 г).

**Cetacea.** Судя по строению зубов древнейших Cetacea (Archaeoceti), среди доэоценовых Cetacea должны были преобладать насекомоядные и “плотоядные” (carnivorous) формы, значительную долю в пищевом рационе которых составляли разные беспозвоночные, включая членистоногих (многоножки и мокрицы) и червей (пиявки и др). В этой ветви Cetartiodactyla шло совершенствование плотоядных адаптаций. При этом плотоядность у Cetacea никогда не достигала уровней плотоядности у Carnivora, Creodonta и даже Mesonychia, являвшихся настоящими хищниками. Строение коренных у Archaeoceti более простое, чем у Artiodactyla. Оно основано на слабо дифференцированном генерализованном типе, характерном для некоторых меловых насекомоядных эутериев и, вероятно, ранних Cetartiodactyla. Г.А. Мчедлидзе (1970) хорошо показал, что Ar-

chaeoceti не могли произойти от Mesonychia, зубная система у которых намного прогрессивнее.

Доэоценовые Cetacea, вероятно, вначале добывали пищу по берегам рек и озер, а затем постепенно приспособились и к питанию водными организмами и стали амфибионтами – перешли от наземного к полуводному образу жизни. Интересно, что Clupeidae (сельдевые) из низов формации Кульдана (Kuldana Formation) в Индо-Пакистане, которыми могли питаться древнейшие раннеэоценовые Archaeoceti (Pakicetus), существовали в сходных условиях с позднего мела (см. Gingerich et al., 1983).

### Эоценовый этап

Этот этап связан с широкой адаптивной радиацией Artiodactyla и Cetartiodactyla, появлением и адаптивной радиацией Suiformes, Ruminantia и Tylopoda, адаптивной радиацией Archaeoceti, ростом разнообразия и экотипов и, по-видимому, первым расселением Artiodactyla по континентам Северного полушария, а также переходом Archaeoceti из пресноводных бассейнов эпиконтинентальных морей Азии в Мировой океан.

Он начался с глобальных потеплений на рубеже палеоцена и эоцена и в раннем эоцене (палеоэоценового, эоценового термального максимума и раннеэоценового климатического оптимума). Около 55 млн. л.н. температура поверхностных вод Мирового океана в высоких широтах повысилась на 8°C, и меньше в приэкваториальных. Увеличилась гумидность климата, продуктивность наземных и морских экосистем, усилились радиации и расселение растений и млекопитающих. Во время эоценового термального максимума среднегодовая температура была выше 20°C (Zachos et al., 2001). Величина среднегодовых осадков доходила до 1500 мм, температуры на поверхности Мирового океана и суши и уровень Мирового океана были высокими. Анализ кутикулы Ginkgo показал заметное повышение содержания углекислого газа CO<sub>2</sub> в атмосфере около 55 млн. л.н. и меньшее около 50 млн. л.н., сравнимое со среднемиоценовым термальным максимумом (Royer et al., 2001; Retallack, 2002). В конце раннего эоцена началось постепенное понижение глобальной температуры, в связи с началом формирования Антарктического ледникового щита.

В раннем эоцене зона тропического влажного климата заметно расширилась и продвинулась к северу, ее граница местами поднялась выше 30° с.ш. Средние широты занимала зона сухих субтропиков (аридного и семиаридного климата) и зона субтропического и паратропического климата (Ахметьев, 2004). Паратропический климат был на северо-востоке Азии, в Европе и Северной Аме-

рике. В высоких широтах располагалась зона умеренного и умеренно-теплого влажного климата.

Эволюция Cetartiodactyla в раннем и среднем эоцене протекала в зонах тропического, субтропического и паратропического климата, и сопровождалась увеличением разнообразия мелких и средних форм. В раннем эоцене среди покрытосеменных доминировала лесная растительность и продолжалась ее экспансия. В начале раннего эоцена в Европе и Северной Америке заметно увеличилась доля растительоядных браузеров, резко возрос процент наземных млекопитающих и понизился процент насекомоядных и арбореальных (Hooker, 2000; Woodburne et al., 2009). Содержание кислорода в атмосфере в эоцене повышалось, средние размеры плацентарных млекопитающих увеличивались (Falkowski et al., 2005). Эволюционно более совершенные Artiodactyla постепенно вытесняли архаичных копытных. В среднем эоцене разнообразие Cetartiodactyla значительно возросло.

Эоценовые Artiodactyla и Cetacea хорошо различались по образу жизни. Экологическая эволюция Artiodactyla отражала адаптацию к растительоядности и обитанию в наземных ландшафтах, а эволюция Cetacea — переход от полуводного к водному образу жизни (из пресных вод в морские). Самые ранние известные Archaeoceti сохраняли черты сходства с Artiodactyla, особенно с формами, близкими к ним по образу жизни.

В раннем и среднем эоцене Artiodactyla были очень разнообразны (Janis et al., 1998; Theodor et al., 2007; Prothero, Foss, 2007; и др.) (рис. 2). Они заселили все континенты Северного полушария. Эоценовый этап истории Suiformes и Ruminantia хорошо прослеживается в Азии, Европе и Северной Америке, а Tylopoda — в Северной Америке и в Европе. В раннем—среднем эоцене ареал Cetacea охватывал сначала Южную Азию и бассейн Тетиса, а затем и значительную часть Мирового океана.

Азия отличалась особым разнообразием Artiodactyla, в том числе присутствием базальных форм всех основных линий (кроме Tylopoda), представляющих начальные стадии их развития. С Азией связано возникновение и становление Ruminantia (Tragulina и высших жвачных Pecora), доминирующих среди современных крупных наземных позвоночных. В раннем и среднем эоцене в Азии берут начало многие линии Artiodactyla. Распространение некоторых из этих групп не вышло за пределы Азии (Raoellidae). Другие (Diacodexidae, Anthracotheriidae, Entelodontidae, Helohyidae, Suoidea, Ruminantia) широко расселились и проникли на континенты Северного полушария. В Европе и Северной Америке экологическая эволюция Artiodactyla в эоцене началась с прихода мигрантов из Азии. Позже там появилось много эндемиков. Замещение экотипов млекопитаю-

щих в Европе и Северной Америке прослеживается на рубеже палеоцена и эоцена (Janis et al., 1998; Hooker, Collinson, 2012; Eberle, Greenwood, 2012; и др.).

В Азии остатки Artiodactyla находят в раннем и среднем эоцене Монголии, Казахстана, Киргизии, Китая, Таиланда, Мьянмы, Индо-Пакистана (Pilgrim, 1929, 1941; Kumar, Jolly, 1986; Averianov, 1996; Averianov, Erfurt, 1996; Guo, 1999, 2000; Tsubamoto et al., 2003, 2011; Вислобокова, 2004а, б, 2008; Metais, 2004; Metais et al., 2004, 2007а, б, 2008; Holroyd et al., 2006; Wang et al., 2007; и др.).

Самые древние Artiodactyla известны из бумбана Монголии (*Tsaganohyus pecus*, пачка Бумбан свиты Наран-Булак: Kondrashov et al., 2004) и Китая (*Wutuhuyus primiveris*, формация Вуту, Шаньдун, 55.5–50 млн. л.н.) (Wang et al., 2007). Первый представлен фрагментом нижней челюсти с D<sub>4</sub>–M<sub>1</sub>, а второй — более полным рядом зубов.

Разнообразие Artiodactyla резко возросло в среднем эоцене. Рост разнообразия прослеживается в Монголии и в Китае в шарамуруне (42.5–40 млн. л.н.), а затем в надуане (40–35 млн. л.н.), а также в Южной и Юго-Восточной Азии. Большое разнообразие Anthracotheriidae (6 родов, 9 видов) характерно для шарамуруна. Антракотериид *Myaningtherium kenypotamoides* из верхов среднего эоцена Мьянмы (из верхней пачки формации Пондаунг, 37.2–38.6 млн. л.н.) имеет некоторое сходство с Hippopotamidae (*Kenypotaminae*) и бегемотоподобным представителем Anthracotheriidae из миоцена Африки (Tsubamoto et al., 2011). Разнообразие эоценовых Artiodactyla отражает высокую адаптивность группы и освоение тремя их ветвями (Suiformes, Tylopoda и Ruminantia) различных наземных местообитаний от влажных тропиков до сухих субтропиков, и переход некоторых Suiformes Азии к полуводному образу жизни. Парнопалые представлены широким спектром наземных насекомоядно-растительноядных, растительноядных и смешанноядных форм, включая немногие полуводные. Размеры Artiodactyla в основном были небольшими.

**Эоценовые полуводные формы Artiodactyla.** Эоценовые полуводные формы Artiodactyla принадлежат к семейству Raoellidae. Изучение черепов и скелетов *Indohyus*, найденных в 2007 г. в Гималаях (Sindhatudi, Кашмир) выдвинуло Raoellidae в ряд возможных предков Cetacea (Thewissen et al., 2007, 2009; Vajpai et al., 2009). Сравнение *Indohyus* и Archaeoceti показало, что эволюция эоценовых Cetacea была не постепенным освоением водного образа жизни, а лишь его совершенствованием и адаптацией к питанию обитавшими в воде животными (Thewissen et al., 2007). *Indohyus* походил на древнейших Archaeoceti внешним обликом, утолщением медиальной стенки барабанного пузыря, характерными для полуводных и водных живот-

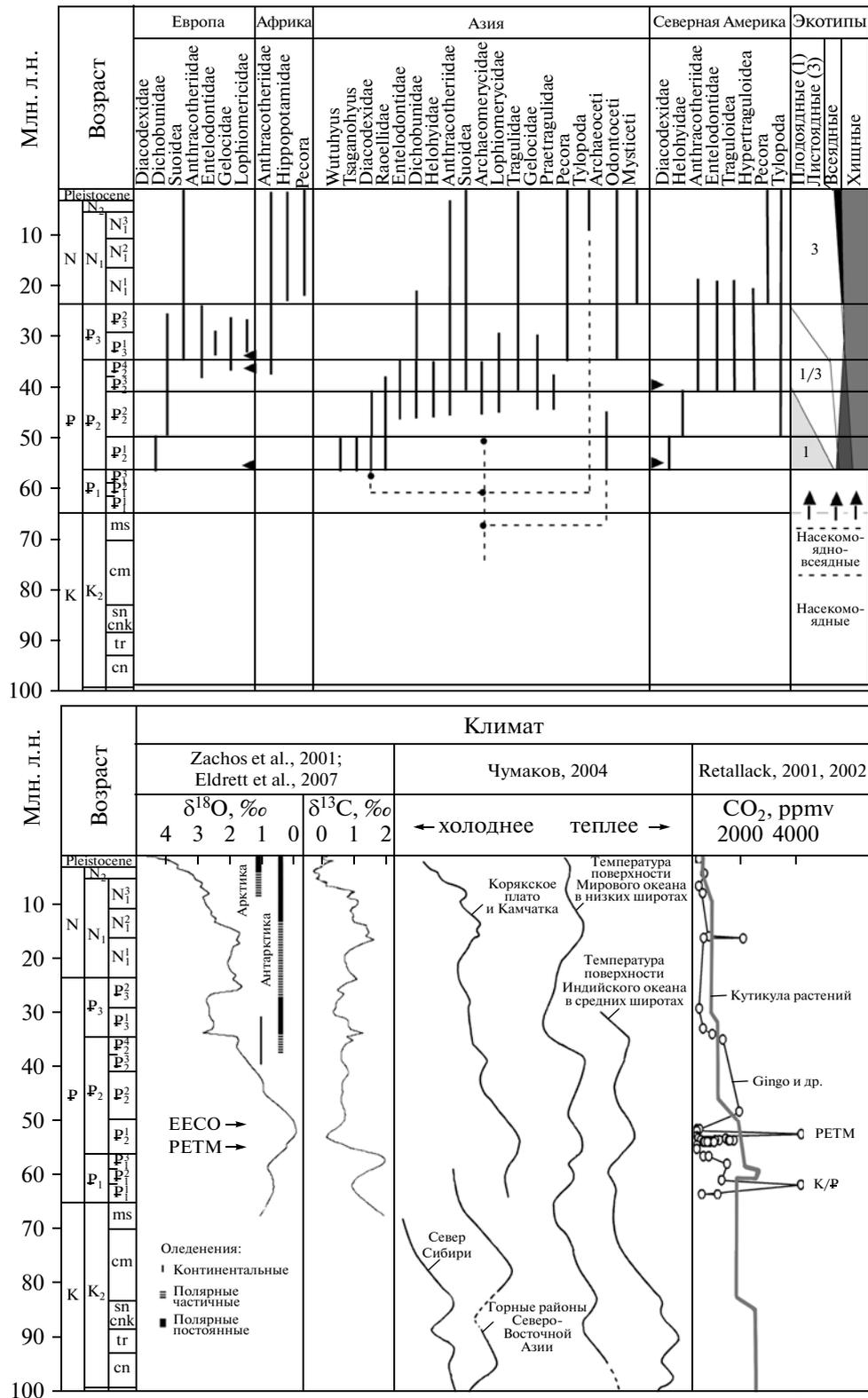


Рис. 2. Разнообразие и экотипы Cetartiodactyla, расселение палеогеновых Artiodactyla и изменения климата. ЕЕСО – раннеэоценовый климатический оптимум, РЕТМ – палеоцен-эоценовый термальный максимум.

ных остеосклерозом конечностей и кислородно-изотопным составом зубов (Thewissen et al., 2007, 2009). По пищевым адаптациям *Indohyus* заметно отличался от *Archaeoceti*. Он был наземным смешанным, но мог использовать и водные ресурсы (растительность, беспозвоночных и др.).

Присутствие полуводных форм среди эоценовых *Anthracotheriidae* пока не установлено. Полуводными, по-видимому, были некоторые более поздние *Anthracotheriidae* и все *Hippopotamidae*. Часть исследователей считает *Anthracotheriidae* близкородственными *Hippopotamidae* или даже их предками (Boisserie et al., 2010; Orliac et al., 2010; Tsubamoto et al., 2011), но сходство между этими группами может быть конвергентным (Thewissen et al., 2007), а освоение ими полуводного образа жизни независимым.

**Cetacea.** Разнообразные *Archaeoceti* обитали от Африки до Австралии примерно до 37 млн. л.н. (Vajrai et al., 2009). По-видимому, все они были хищниками. Ареал раннеэоценовых археоцет в основном локализовался в области моря Тетис (Мчедлидзе, 1970). Многочисленные находки ранне-среднеэоценовых *Archaeoceti* известны из восточных побережий моря Тетис, с территории Пакистана и Индии (Thewissen et al., 1998, 2001, 2007, 2009; Gingerich et al., 1983, 1990, 2001, 2009; и др.). Экологическая эволюция *Cetacea*, по данным из этого региона, в целом представляла последовательное совершенствование адаптаций к морской среде обитания (Thewissen, 2009). Среди раннеэоценовых *Archaeoceti* были обитатели мелких пресноводных водоемов, прибрежных мелководий морей и формы, приспособленные к жизни в открытом море. Самые архаичные *Archaeoceti* внешне напоминали древнейших парнопалых и сохраняли те же признаки адаптации к бегу, а именно: параксонию задних конечностей и двублоковый астргал (Thewissen et al., 1998; Madar, 2006). *Pakicetidae* были хищниками прибрежий восточной части Тетиса между Евразией и Индо-Пакистаном (Gingerich et al., 1983). Изотопно-кислородный анализ ископаемых остатков показал, что *Pakicetus* обитал преимущественно в пресноводных водоемах, а *Himalayacetus* (~53.5 млн. л.н., Индия, Subathu Formation) — и в морских водах (Vajrai, Gingerich, 1998). Пакицетиды имели ряд особенностей наземных млекопитающих (носовое отверстие на переднем конце морды, надглазничный канал и слезное отверстие и др.) и, по-видимому, могли воспринимать звуки в надводном или близком к грунту положении головы (Gingerich et al., 1983; Thewissen et al., 1996, 2001, 2009; O'Leary, Uhen, 1999; Numella et al., 2006). Амбулоцетиды походили на крокодилов, были достаточно активными хищниками и плавали с помощью длинных мощных задних лап и сильного, гибкого хвоста. Они обитали на мелководье, возможно, в береговых болотах и около

устья рек. Протоцетиды были еще лучше приспособлены к обитанию в водной среде, но могли передвигаться и по суше, опираясь на копытные фаланги второго, третьего и четвертого пальцев передних конечностей и плантарную поверхность задних конечностей (Gingerich et al., 2001). Освоение морских просторов сопровождалось постепенным увеличением размеров, череп и скелет модифицировались, таз и задние конечности редуцировались. Полуводные *Pakicetidae* и *Ambulocetidae* (49–48 млн. л.н.), в питание которых входила и рыба, сменились почти полностью водными *Protocetidae*, а затем (около 40 млн. л.н.) первыми полностью морскими *Basilosauridae* и *Dorudontidae*. Археоцеты были заметно крупнее существовавших одновременно с ними парнопалых. *Pakicetus* был размером с енота и волка, а *Ambulocetus* — с морского льва.

## О ЦЕНТРЕ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И РАССЕЛЕНИИ CETARTIODACTYLA

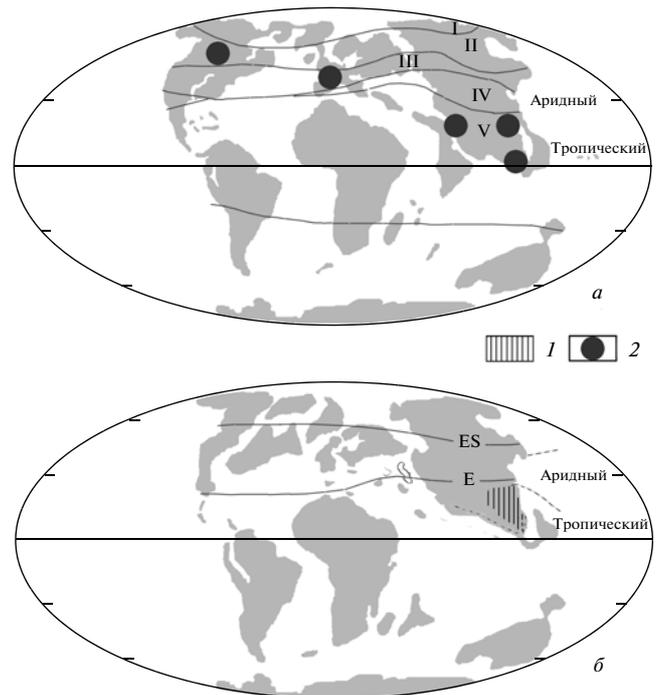
**Место и время появления.** Хотя находки раннеэоценовых *Archaeoceti* на стыке Индостана с остальной частью Азии и намекают на возможность гондванского происхождения *Cetacea*, родство *Cetacea* с *Artiodactyla* является важным аргументом в поддержку гипотезы об азиатском происхождении *Cetartiodactyla* (Thewissen et al., 2009). Все данные свидетельствуют о том, что *Artiodactyla* возникли в пределах Северного полушария и в Азии. В эоцене распространение *Artiodactyla* ограничивалось Северным полушарием. На материке Южного полушария *Artiodactyla* вселились позже: на рубеже плиоцена и плейстоцена в Южную Америку, в раннем миоцене — в Африку, и лишь с человеком — в Австралию. Фауны Азии отличалась от европейских и североамериканских более ранним появлением многих форм, присутствием базальных групп ряда магистральных линий, большим разнообразием и широким распространением эоценовых парнопалых.

Центр происхождения *Cetartiodactyla* (область распространения базальной популяции), по-видимому, находился в южной половине континента — в тропически-экваториальном аридном климатическом поясе, южнее 40° с.ш., со среднегодовыми температурами 24–26°С и высокой влажностью. На это указывают приуроченность палеоэоценовых парнопалообразных форм к тропическому поясу, особенности распространения раннеэоценовых и среднеэоценовых *Artiodactyla* и *Archaeoceti*, направления экогенеза *Cetartiodactyla*, последовательность освоения климатических поясов от тропического (а затем субтропического) — к арктическому, а также экологическая приуроченность современных архаичных *Cetartiodactyla* к влажным тропическим лесам. Обитание архаичных *Archaeoceti* на юге Азии и первых

полностью морских Archaeoceti в Индийском океане и приэкваториальных водах Пацифики говорит о теплолюбивости их предков. Интересно, что покрытосеменные, вероятно, появились в раннем мелу Азии тоже на широте 40°–30° с.ш. Древнейшие Archaeofractaceae, травянистые водные растения, найдены в нижнем мелу на северо-востоке Китая (Ляонин, ~125 млн. л.н.), примерно на уровне 41° с.ш. (Sun et al., 2002). М.А. Ахметьев (устное сообщение) считает, что покрытосеменные появились южнее, на уровне 30° с.ш. Своеобразная скоростная локомоторная адаптация (артиодактильный астрагал) у Cetartiodactyla связана с освоением биотопов с хорошо развитым подлеском и низкой, но разреженной покрытосеменной растительностью, чередованием влажных и более сухих участков. По всей видимости, Cetartiodactyla возникли в местах “зародышей” пояса дождевых экваториальных лесов. Такие “зародыши” в мелу могли находиться в экотонной зоне между Европейско-Синийской и Экваториальной фитогеографическими областями или в зоне повышенной гумидности тропически-экваториального аридного пояса. Нельзя исключать возможности положения центра происхождения Cetartiodactyla как на юго-востоке Лавразии, так и в Индокитае (рис. 3). Восток Китая и юг Монголии могут хранить следы ранней эволюции Cetartiodactyla.

Некоторые исследователи считают, что существование раннеэоценовых Cetacea, *Diacodexis pakistanensis* и *Raoellidae* в Индо-Пакистанском регионе указывает на то, что это место происхождения Cetartiodactyla (Theodor et al., 2007). Но совместное присутствие этих форм лишь отражает разнообразие и широкий диапазон адаптаций обитавших там Cetartiodactyla.

Появление Cetartiodactyla в Азии, очевидно, связано с одной из радиаций Eutheria в мелу в Лавразии, а не с присоединением к Азии “Ноевого Ковчега” Индостана около 56 млн. л.н. Такие радиации, в частности, привели к появлению *Ungulatomorpha* и *Condylarthra* (Archibald, 1996; Nessov et al., 1998). По данным молекулярной биологии и палеонтологии, надотрядная диверсификация плацентарных происходила 100–65 млн. л.н. (Hedges et al., 1996; Springer et al., 2005) в период относительно высокого и стабильного уровня кислорода в атмосфере (Falkowski et al., 2005), около границы мел/палеоген (Wible et al., 2007) или ранее, до вымирания динозавров (Kumar, Hedges, 1998). О том, что это событие могло произойти до границы мел/палеоген, свидетельствуют и находки плацентарных в Узбекистане, имеющие возраст 97–90 млн. л.н. (Archibald et al., 2001; Archibald, 2003; Kielan-Jaworowska et al., 2004). Время появления Cetartiodactyla, по недавним молекулярным данным, – от 81 (Zhou et al., 2011) до 87 (и 142) млн. л.н. (Hassanin et al.,



**Рис. 3.** Основные районы формообразования Artiodactyla в раннем эоцене (а) и область происхождения Cetartiodactyla в позднем мелу (б). Положение климатических зон и фитохорий по Ахметьеву (2004) и Герману (20046).

Обозначения: 1 – область происхождения Cetartiodactyla; 2 – район формообразования Artiodactyla; E – северная граница Экваториальной фитохории; ES – северная граница Европейско-Синийской фитохории; I – зона умеренного и умеренно-влажного климата Северного полушария; II – зона субтропического влажного климата; III – зона паратропического климата; IV – зона сухих субтропиков Северного полушария; V – зона тропического экваториального влажного климата.

2012), предполагает возможность их появления в сантоне или кампане. Из известных меловых Eutheria наибольшее сходство с Archaeomeryx по строению черепа и зубной системы имеет *Asioryctes* (*Asioryctes*) из свиты Джадохта (Монголия), возраст которой 75–71 млн. л.н. (см. Wible et al., 2004, 2007), близкого к генерализованному типу Eutheria (рис. 1). *Ungulatomorpha* семейства *Zhelestidae*, которых некоторые исследователи считали предками архаичных копытных, пока плохо представлены в ископаемом состоянии (Archibald et al., 2001; Kielan-Jaworowska et al., 2004). Сходство между архаичными копытными и *Zhelestidae*, по-видимому, конвергентное (Wible et al., 2007), как и сходство между архаичными копытными и архаичными Cetartiodactyla.

По всей видимости, группа Cetartiodactyla, как и покрытосеменные, а позже многие Artiodactyla и древние Cetacea (Archaeoceti), возникла в усло-

виях экологического стресса (снижения влажности и похолодания климата) во время одного из заметных биосферных изменений. В мелу прослеживаются два крупных биогеоценотических перелома: на рубеже раннего и среднего мела (граница альб/сеноман, ~95 млн. л.н.) и на рубеже мезозоя и кайнозоя (маастрихт/датская граница, ~65 млн. л.н.) (Найдин и др., 1986). В развитии наземной биоты первый перелом отразился в усилении экспансии покрытосеменных и в изменении энтомофауны (она стала преимущественно кайнозойской по составу) (Жерихин, 1978; Найдин и др., 1986). Кроме того, на фоне тренда постепенного понижения температуры фиксируются два похолодания: в туроне (~90 млн. л.н.) и начале или середине кампана (85–80 млн. л.н.), двукратная смена направлений изменения климатов в интервале 90–80 млн. лет (Чумаков, 2004, рис. 63). Резкие снижения температуры поверхности океанов в позднем мелу вблизи 40° с.ш. были в туроне, сантоне и кампане (Чумаков, 2004, рис. 64), а резкие снижения содержания CO<sub>2</sub> — около 80 и 60 млн. л.н. (Retallack, 2001; Royer et al., 2001). Эти климатические события могли привести к возникновению и диверсификации *Placentalia* (см. Falkowski et al., 2005, рис. 2), а также *Cetartiodactyla*. В кампане произошло много важных абиотических событий: открытие пролива между Гренландией и североамериканской сушей и формирование субмеридиональной Атлантики и субмеридиональных морей в Лавразии, усиление орогенеза. В первой половине маастрихта, возможно, появились горные ледники. На рубеже мела и палеогена прослеживаются затухание Южно-Евразийского вулканического пояса и коллизия Африки и Аравии.

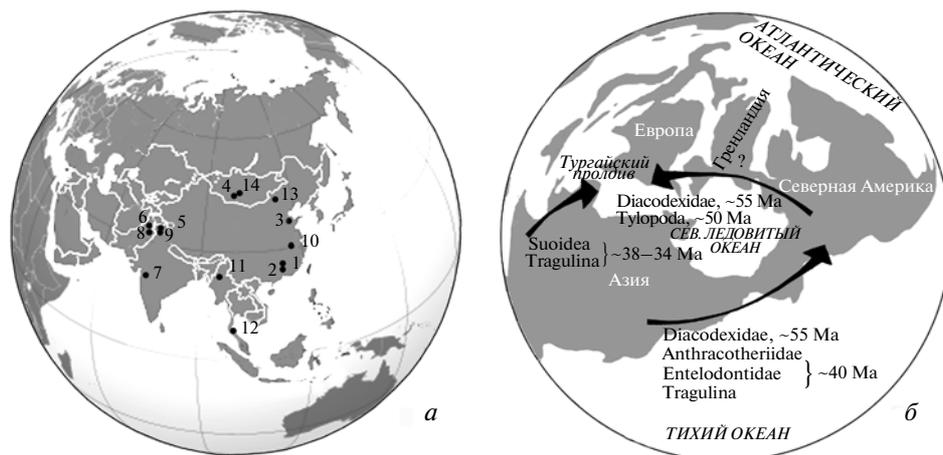
**Расселение.** Пути и возможности расселения млекопитающих зависят от их биологии и многих параметров (температура, влажность, растительный покров, пресс хищников, конкуренции и др.), а межконтинентальные — от наличия мостов для прохода наземной биоты.

В мел-эоценовое время Европа отделялась от Африки морем Тетис, а от Азии — Тургайским проливом и Западно-Сибирским морем. Тургайский пролив полностью закрылся на рубеже эоцена и олигоцена, но некоторые данные позволяют предполагать наличие кратковременных связей между Европой и Азией в районе пролива до этого времени (Hooker, Dashzeveg, 2003). В позднем мелу на месте Северной Америки было несколько отдельных массивов суши, Западный Внутренний пролив тянулся от Арктического океана к Мексиканскому заливу (Clemens, 2010). В начале палеоцена этот пролив полностью закрылся, и массивы суши слились в один континент.

Фаунистические обмены между Европой, Америкой и Азией осуществлялись в основном

через голарктические Берингийский (Берингийская суша) и Североатлантический мосты. Первый соединял Азию с Северной Америкой и позже периодически возникал в течение всего кайнозоя, второй соединял Канаду через Гренландию с Западной Европой в раннем мелу и, возможно, в раннем эоцене (McKenna, 1975, 1983; Beard, Dawson, 1999; Beard, 2008; Eberle, Greenwood, 2012). В конце палеоцена — раннем эоцене расселение млекопитающих из Азии в Европу осуществлялось и в районе Тургайского пролива. Североатлантический и Тургайский мосты появились, по-видимому, лишь при очень сильном понижении уровня Мирового океана.

В конце мела и палеоцене расселение термофильных (тропических и/или субтропических) *Artiodactyla* в Америку по Берингийскому мосту, вероятно, было невозможно из-за их экологии, положения ареала вдали от моста, а также ландшафтно-климатических особенностей северо-восточной Азии. К началу палеоцена (датского времени) на севере обособилась зона умеренного и умеренно-теплого влажного климата с крупнолиственной мезофильной флорой (бореальная флористическая область или арктическая флора) (Криштофович, 1957; Ахметьев, 2004). Эта зона возникла в результате проникновения во флору северных территорий новых растительных сообществ с доминированием покрытосеменных из умеренных широт, постепенного в мелу и резкого на рубеже мела и палеоцена (Герман, 2007). Сообщества с доминированием покрытосеменных расселялись с юга на север и вдоль приморских низменностей Северо-Востока Азии и Аляски (Герман, 2011). В конце мела (маастрихте) или начале палеоцена в Северную Америку с этими растительными сообществами вселились грызуны (*Rodentia*) и группа архаичных копытных “*Condylarthra*” с широким диапазоном адаптаций. “*Condylarthra*” быстро сместились к югу и стали очень разнообразны и многочисленны в центральных районах континента. Представитель этой группы *Protungulatum* обычен в палеоцене в интервале 65–63.8 млн. л.н. (Северные Великие Равнины: Janis et al., 1998, рис. 15.4). В Монтане еще в значительной степени насекомоядный *Protungulatum*, по-видимому, обитал одновременно с динозаврами в позднем мелу (Clemens, 2010; Archibald et al., 2011). Размеры *Protungulatum* превосходят или сходны с размерами раннеэоценовых азиатских *Artiodactyla*. В Северной Америке “*Condylarthra*” представлены разными формами, в том числе более хищными *Mesonychidae* и более растительноядными *Phenacodontidae* и *Huorsodontidae*. Всеядно-растительноядные архаичные копытные широко распространились в Северной Америке в конце палеоцена около 56 млн. л.н., *Huorsodus* существовал там до конца эоцена, а



**Рис. 4.** Основные местонахождения парнопалопоподобных и древнейших Artiodactyla в Азии (а) и пути миграций Artiodactyla в палеогене (б).

Местонахождения: 1, 2 – позднепалеоценовые парнопалопоподобные: 1 – *Ganungulatum xincunliense* (Чицзян, Цзянси, Китай: Ting et al., 2007), 2 – *Yuodon protoselenoides* (Наньсюн, Квантунский п-ов, Китай: Zhou et al., 1977); 3–7 – раннеэоценовые Artiodactyla: 3 – *Wutuhyus primiveris* (Вуту, Шаньдун, Китай), 4 – *Tsaganohyus pecus* (Цаган-Хушу, Нэмэгт, Монголия: Kondrashov et al., 2004), 5 – *Diacodexis* (Калакот, Гималаи, India: Kumar, Jolly, 1986), 6 – *Diacodexis pakistanensis* (= *Gujaratia pakistanensis*), IndoHyus и др. (Ганда Кас, Чорлакки, Кохот, Пакистан; формация Кулдана: Thewissen et al., 1983), 7 – *G. indica* (Вастан, Гуджарат, Индия; ~52 млн. л.н.: Bajpai et al., 2005); 8, 9 – раннеэоценовые Archaeoceti: 8 – *Pakicetus inachus* (Кохот, Пакистан; формация Кульдана: Gingerich, Russell, 1981; Bajpai, Gingerich, 1998), 9 – *Himalayacetus* (Индия; Subathu F.; ~53.5 млн. л.н.: Bajpai, Gingerich, 1998); средний эоцен: 10 – *Shanhuang*, Jiangsu, Китай (Metais et al., 2008), 11 – Мьянма, формация Пондаунг (Metais et al., 2006, 2007a), 12 – Краби, Таиланд (Metais et al., 2007b, 2008), 13 – Ула-Усу, Внутренняя Монголия, Китай (Matthew, Granger, 1925a; Vislobokova, 2001; Vislobokova, Trofimov, 2002), 14 – Хайчин-Ула II, Монголия (Вислобокова, 2004a, б, 2008).

*Phenacodus* исчез около 46 млн. л.н. (Janis et al., 1998).

Artiodactyla (Dichobunoidea: Diacodexidae) проникли в Северную Америку из Азии лишь в начале раннего эоцена с *Perissodactyla* и *Primates* при глобальном потеплении на 1–3°C на рубеже палеоцена и эоцена (~56 млн. л.н.), климатическом оптимуме и, как и “*Condylarthra*”, быстро сместились в центральные и южные районы континента (Janis et al., 1998; Gingerich, 2010; и др.) (рис. 4). Ранний эоцен был самым теплым временем кайнозоя. Средняя годовая температура превышала современную на 6–8°C. Для потепления начала раннего эоцена характерно снижение температурного градиента между широтами, значительное расширение пояса теплого влажного климата, смещение его северной границы к северу и продвижение к северу сообществ покрытосеменных биомов тропического и влажного субтропического лесов. В начале оптимума, вероятно, возникали лишь кратковременные коридоры для прохода термофильных (тропических) элементов из Азии в Северную Америку, по которым смогли пройти Artiodactyla и некоторые другие тропические животные (напр., гигантские муравьи: см. Eberle, Greenwood, 2012). В конце оптимума таких коридоров, по-видимому, уже не было. В начале оптимума на западе Северной Америки существовали влажные паратропические условия со

среднегодовой температурой выше 23°C и среднегодовыми осадками до 1500 мм; число восточных мигрантов заметно увеличилось (Woodburne et al., 2009). В начале эоцена (начало уосача) из Азии пришли Dichobunoidea (*Diacodexis*) и *Helohyidae*. В составе фауны позднего уосача Арктического архипелага Канады отряды Artiodactyla и *Condylarthra* отсутствуют (Eberle, Greenwood, 2012). Там обитали крокодилы, растительноядные млекопитающие (приматы, тапиры, бронтотерии, пантодонт *Coenophodon*), хищные (*Creodonta*, *Mesonychia* и мелкие *Carnivora*), которые населяли смешанные хвойно-широколиственные дождевые леса, похожие на современные болотистые таксодиевые леса юго-востока США (Флориды) (Eberle, Greenwood, 2012). Зимние температуры были близки к 0°C, а летние – 20°C и выше, количество годовых осадков превышало 1200 мм.

В раннем эоцене по Североатлантическому мосту из Америки Dichobunoidea проникли в Европу. Самый древний *Diacodexis* – *D. antunesi* Estravis et Russell, 1989 (MP7) – описан из Португалии. В Западной Европе, куда шел поток мигрантов из Северной Америки, на рубеже палеоцена и эоцена произошла крупная перестройка сообществ млекопитающих с вселением новых экологических типов и вымиранием более 70% форм, перестройка не сопровождалась крупными изме-

нениями во флоре (Hooker, Collinson, 2012). Вымирание растительных форм, видимо, было связано с инвазией специализированных наземных и живущих на деревьях хищников (Creodonta и Carnivora), а мелких наземных и полуназемных насекомоядно-плодоядных форм – и с вселением крупных наземных браузеров пантодонтов *Coelophodon*, деятельность которых способствовала сокращению подлеска (Hooker, Collinson, 2012). Одновременно с *Coelophodon* в Европу распространились крупные мезонихиды (*Pachyaena* весом более 45 кг; Hooker, Collinson, 2012). Возможно, из Азии в Европу через Тургайский пролив при понижении уровня моря в позднем палеоцене (~56.5 млн. л.н.) прошли *Perissodactyla* и в раннем эоцене (~54.5 млн. л.н.) некоторые кондилартры, в том числе *Hyopsodus* (Hooker, Dashzeveg, 2003).

Разнообразие *Artiodactyla* в течение эоцена заметно возрастало, в среднем эоцене началась их широкая экспансия, и они постепенно повсеместно вытеснили растительных *Condylarthra*. В Европе и Северной Америке появилось много автохтонных и эндемичных форм. В Азии замыкание Западно-Сибирского моря около 40 млн. л.н., ранее связывавшего Арктический бассейн с Тетисом, способствовало усилению широтной зональности, увеличению аридных поясов, смещению южной граница зоны умеренного и умеренно-теплого климата к югу. Разнообразные *Artiodactyla* обитали в зоне влажного и перемменно-влажного (сезонного) субтропического климата, которая в Азии протягивалась от Зайсана до Северо-Восточного Китая и Северной Японии, и в теплых южных районах Азии, а *Cetacea* – в области Тетиса, Атлантики и Индийского океана. В среднем эоцене внутренние районы Азии, Северо-Восточный Китай и Южная Азия являлись крупными областями формирования *Artiodactyla*. В Монголии (Хайчин-Ула II) в зоне перехода от субтропиков к более влажной теплоумеренной флоре обитали архаичные *Entelodontidae*. Около 40 млн. л.н. в Америку из Азии вселились *Anthrotheriidae* и *Entelodontidae*. В Европе они известны с позднего эоцена.

Конец эоцена был временем интенсивного развития и широкого расселения *Archaeoceti*, в том числе в умеренно теплых водах Индийского и Атлантического океана (Мчедлидзе, 1970). В позднем эоцене на смену археоцетам пришли настоящие киты подотряда *Odontoceti* (зубатые киты), а в олигоцене и *Mysticeti* (беззубые киты) (Muizon, 2009; Uhen, 2010). Среди современных *Cetacea* – бентофаги, ихтиофаги, планктонофаги, теутофаги.

На рубеже эоцена и олигоцена “теплая биосфера” преобразовалась в “холодную биосферу” (Ахметьев, 2004; “greenhouse” – в “icehouse”: Za-

chos et al., 2001). Изоляция Антарктики после открытия пролива Дрейка и формирование Циркумантарктического течения около 30 млн. л.н. привели к оледенению этого континента, снижению уровня Мирового океана, сокращению эпиконтинентальных морей, осушению Западно-Сибирского моря и Тургайского пролива (Роров et al., 2001). Поднятие Альпийской системы способствовало дальнейшей дифференциации климата и ландшафтов, усилению континентальности в северных и внутренних районах Азии и Северной Америки, массовому вымиранию и миграциям. Изменения палеообстановки и широкое распространение открытых травянистых пространств во внутренних районах Азии (Монголия) привели к появлению высших *Ruminantia* (*Cervidae* и *Bovidae*). В Европе с рубежом эоцена и олигоцена связано хорошо известное преобразование фаун “Grande Coupure”.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Появление, экологическая эволюция и расселение *Cetartiodactyla* тесно связаны с эволюцией биосферы, изменениями климата и растительного покрова, появлением и широким распространением покрытосеменных и сопутствующих им комплексов беспозвоночных.

Проведенный анализ экологической эволюции эоценовых *Cetartiodactyla* и палеообстановки позднего мела – эоцена подтверждает возможность их позднемелового происхождения и доэоценовой радиации, которую предполагают сравнительно-морфологические и молекулярные данные (см. Вислобокова, 2013). *Cetartiodactyla* могли появиться в конце мела на широте 40°–30° в пограничной зоне между Европейско-Синийской и Экваториальной фитогеографическими областями, либо на юге Индокитая в области повышенной гумидности тропически-экваториального аридного климатического пояса.

Предлагаемая модель доэоцен-эоценовой экологической эволюции и расселения группы, в которой учтены данные по изменению биосферы, континентов, климата, атмосферы, ландшафтов, фауны и флоры, предполагает существование трех основных этапов:

### 1. Доэоценовый:

1.1. Появление *Cetartiodactyla* в позднем мелу в Азии в экотонной зоне влажного тропического леса на фоне экспансии покрытосеменных и снижения температуры и влажности; наземные смешанноядные (плотоядно-растительные), переходные от насекомоядности к смешанноядно-растительности и плотоядности, с двублоковым астрагалом артиодактильного типа.

1.2. Дивергенция *Cetartiodactyla* и появление отрядов *Artiodactyla* и *Cetacea* на рубеже мела и

палеоцена или в палеоцене в Азии; Artiodactyla и Cetacea представляли два разных направления экологической эволюции: развитие растительноядности и смешанноядности у Artiodactyla и плотоядности у Cetacea (возможно, с переходом к полуводному образу жизни).

2. Ранне-среднеэоценовый: широкая адаптивная радиация Cetartiodactyla; появление и адаптивная радиация Suiformes, Ruminantia и Tylopoda и адаптивная радиация Archaeoceti; рост разнообразия и экотипов: у Artiodactyla наземных и полуводных, а у Cetacea (Archaeoceti) полуводных и водных (континентальных и морских); среди Artiodactyla в среднем эоцене доминировали Suiformes; широкая экспансия Cetartiodactyla; вселение в начале эоцена во время климатического оптимума Artiodactyla из Азии в Америку через Берингийскую сушу (при кратковременных коридорах для термофильных тропических животных) и из Америки через Североатлантический мост в Европу; выход Archaeoceti из бассейнов эпиконтинентальных морей Азии (Тетиса и др.) в Мировой океан в середине или конце раннего эоцена или на рубеже раннего-среднего эоцена.

3. Позднеэоценовый: значительное увеличение разнообразия и экотипов Cetartiodactyla (появление высших Ruminantia – первых травоядных, и настоящих китов Odontoceti и Mysticeti); широкое расселение Artiodactyla на континентах Северного полушария, а Cetacea – в морях и океанах.

Модель согласуется с данными по биологии и распространению современных архаичных групп Cetartiodactyla и данными молекулярной биологии. Как и у покрытосеменных, основные факторы эволюции у Cetartiodactyla – глобальные изменения климата, у Artiodactyla к ним добавились изменения растительного покрова и экспансия покрытосеменных. Последовательность освоения пространства обитания отражала переход из южных теплых районов в более умеренные и аридные. Наличие пропущенного начального звена объясняет значительные изменения в строении Archaeoceti (в частности, зубной системы) по сравнению с Artiodactyla. Строение последних ближе к исходному типу меловых эутериев.

В доэоценовое время Cetartiodactyla имели ограниченное распространение. В мелу они были очень мелкими обитателями подлеска влажных тропических/субтропических лесов. Возможность попадания остатков таких животных в захоронения невелика, но существует.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахметьев М.А. Климат Земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука, 2004. С. 10–43.
- Буданцев Л.Ю. Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры Бореальной области. Л.: Наука, 1986. 60 с.
- Вахрамеев В.А. Юрские и меловые флоры и климаты Земли. М.: Наука, 1988. 214 с.
- Вахрамеев В.А., Мейен С.В. Флорогенез и стратиграфия. М.: ГЕОС, 2002. С. 316–329.
- Вислобокова И.А. Парнопалые из среднего эоцена местонахождения Хайчин-Ула II, Монголия // Палеонтол. журн. 2004а. № 1. С. 85–90.
- Вислобокова И.А. Новый представитель семейства Raoellidae (Suiformes) из среднего эоцена местонахождения Хайчин-Ула II, Монголия // Палеонтол. журн. 2004б. № 2. С. 102–107.
- Вислобокова И.А. Историческое развитие парнопалых (Artiodactyla) Северной Евразии и этапы эволюции их сообществ в кайнозой // Эволюция биосферы и разнообразия. М.: КМК, 2006. С. 416–438.
- Вислобокова И.А. Древнейший представитель Entelodontoida (Artiodactyla, Suiformes) из среднего эоцена местонахождения Хайчин-Ула II, Монголия, и некоторые закономерности эволюции этого надсемейства // Палеонтол. журн. 2008. № 6. С. 69–80.
- Вислобокова И.А. О происхождении Cetartiodactyla: сравнение данных эволюционной морфологии и молекулярной биологии // Палеонтол. журн. 2013. № 3. С. 83–97.
- Гамалей Ю.В., Шереметьев С.Н. Климат планеты и тренды экологической эволюции растений // Докл. АН. 2008. Т. 420. № 2. С. 275–278.
- Герман А.Б. Позднемеловой климат Евразии и Аляски (по палеоботаническим данным). М.: Наука, 2004а. 157 с.
- Герман А.Б. Количественные палеоботанические данные о позднемеловом климате Евразии и Аляски // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука, 2004б. С. 88–104.
- Герман А.Б. Арманская флора магаданской области и развитие флор в альбе-палеоцене Северной Пацифики // Стратигр. Геол. корреляция. 2011. Т. 19. № 1. С. 72–87.
- Жарков М.А., Мурдмаа И.О., Филатова Н.И. Палеогеографические перестройки и седиментация мелового периода // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука, 2004. С. 52–87.
- Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 198 с.
- Криштофович А.Н. Палеоботаника. Л.: ГНТИ, 1957. 650 с.
- Мчедлидзе Г.А. Некоторые общие черты истории китообразных. Тбилиси: Мецниереба, 1970. 112 с.
- Найдин Д.П., Похиалайнен В.П., Кац Ю.И., Красилов В.А. Меловой период. Палеогеография и палеоокеанология. М.: Наука, 1986. 263 с.
- Чумаков Н.М. Климатическая зональность и климат мелового периода // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. М.: Наука, 2004. С. 105–123.
- Шереметьев С.Н., Гамалей Ю.В., Слемнев Н.Н. Направления эволюции генома покрытосеменных // Цитология. 2011. Т. 53. № 4. С. 295–310.

- Archibald J.D.* Fossil evidence for a Late Cretaceous origin of “hoofed” mammals // *Science*. 1996. V. 272. P. 1150–1153.
- Archibald J.D.* Timing and biogeography of the Eutheria radiation: fossil and molecular compared // *Mol. Phylogen. Evol.* 2003. V. 28. P. 350–359.
- Archibald J.D., Averianov A.O., Ekdale E.G.* Oldest relative to glires and the Late Cretaceous root of Placentalia // *Nature*. 2001. V. 414. P. 62–65.
- Archibald J.D., Zhang Y., Harper T., Cifelli R.L.* Protungulatum, confirmed Cretaceous occurrence of the otherwise Paleocene eutherian (placental?) mammal // *J. Mammal. Evol.* 2011. DOI 10.1007/s10914-011-9162-1.
- Averianov A.O.* Artiodactyla from the Early Eocene of Kyrgyzstan // *Palaeovertebrata*. 1996. V. 25. № 2–4. P. 359–369.
- Averianov A.O., Erfurt J.* Artiodactyla from the Early Eocene of southern Kazakhstan // *Hall. Jb. Geowiss.* 1996. Bd 18. S. 171–178.
- Bajpai S., Gingerich P.D.* A new Eocene archaeocete (Mammalia, Cetacea) from India and the time of the origin of whales // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1998. V. 95. P. 15464–15468.
- Bajpai S., Thewissen J.G.M., Sahni A.* The origin and early evolution of whales: macroevolution documented on the Indian Subcontinent // *J. Biosci.* 2009. V. 34. № 5. P. 673–686.
- Beard K.C.* The oldest North American primate and mammalian biogeography during the Paleocene–Eocene Thermal Maximum // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2008. V. 105. P. 3815–3818.
- Beard K.C., Dawson M.R.* Intercontinental dispersal of Holarctic land mammals near the Paleocene/Eocene boundary: paleogeographic, paleoclimatic and biostratigraphic implications // *Bull. Soc. Géol. France*. 1999. V. 170. P. 697–706
- Boisserie J.R., Lihoreau F., Orliac M. et al.* Morphology and phylogenetic relationships of the earliest known hippopotamids (Cetartiodactyla, Hippopotamidae, Kenyapotaminae) // *Zool. J. Linn. Soc. London*. 2010. V. 158. P. 325–366.
- Clemens W.A.* Were immigrants a significant part of the earliest Paleocene mammalian fauna of the North American western interior? // *Vertebr. Palasiat.* 2010. V. 48. № 4. P. 285–307.
- Dechaseaux C.* Cetacea // *Traité de Paléontologie*. T. 6. V. 1. P., 1961. P. 831–886.
- Eberle J.J., Greenwood D.R.* Life at the top of the greenhouse Eocene world – a review of the Eocene flora and vertebrate fauna from Canada’s High Arctic // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 2012. V. 124. № 1/2. P. 3–23.
- Eldrett J.S., Harding I.C., Wilson P.A. et al.* Continental ice in Greenland during the Eocene and Oligocene // *Nature*. 2007. V. 446. P. 176–179.
- Falkowski P.G., Katz M.E., Milligan A.J. et al.* The rise of oxygen over the past 205 million years and the evolution of large placental mammals // *Science*. 2005. V. 309. № 5744. P. 2202–2204.
- Geisler J.H., Theodor J.M., Uhen M.D., Foss S.E.* Phylogenetic relationships of cetaceans to terrestrial artiodactyls // *The evolution of artiodactyls*. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2007. P. 19–31.
- Gingerich P.D.* Mammalian faunal succession through the Paleocene-Eocene Thermal Maximum (PETM) in western North America // *Vertebr. Palasiat.* 2010. V. 48. №. 4. P. 308–327.
- Gingerich P.D., Neil A.W., Russell D.E., Shah S.M.* Origin of whales in epicontinental remnant seas: new evidence from the Early Eocene of Pakistan // *Science*. 1983. V. 220. P. 403–406.
- Gingerich P.D., Russell D.E.* Pakicetus inachus, a new Archaeoceti (Mammalia, Cetacea) from the early-middle Eocene Kuldana Formation of Kohat (Pakistan) // *Contrib. Museum Paleontol. Univ. Michigan*. 1981. V. 25. P. 235–246.
- Gingerich P.D., Smith B.H., Simons E.L.* Hind limb of Eocene *Basilosaurus isis*: evidence of feet in whales // *Science*. 1990. V. 249. № 4965. P. 154–157.
- Gingerich P.D., ul Haq M., Koenigswald W.V. et al.* New protocetid whale from the Middle Eocene of Pakistan: Birth on land, precocial development, and sexual dimorphism // *PLoS One*. 2009. V. 4. № 2. e4366.
- Gingerich P.D., ul Haq M., Zalmout I.S. et al.* Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan // *Science*. 2001. V. 293. № 5538. P. 2239–2242.
- Guo J., Dawson M.R., Beard K.C.* Zhailimeryx, a new lophiomerycid artiodactyl (Mammalia) from the late middle Eocene of Central China and the early evolution of ruminants // *J. Mammal. Evol.* 2000. V. 7. P. 239–258.
- Guo J., Qi T., Sheng H.-J.* A restudy of the Eocene ruminants from Baise and Yongle Basins, Guangxi, China, with a discussion of the systematic positions of *Indomeryx*, *Notomeryx*, *Gobiomeryx* and *Prodremotherium* // *Vertebr. Palasiat.* 1999. V. 37. P. 18–39.
- Hassanin A., Delsuc F., Ropiquet A. et al.* Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasitheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes // *C.R. Biol.* 2012. V. 335. P. 32–52.
- Hedges S.B., Parker P.H., Sibley C.G., Kumar S.* Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals // *Nature*. 1996. V. 381. P. 226–229.
- Holroyd P.A., Ciochon R.L., Gunnell G.F.* Phylogenetic relationships among late Middle Eocene to Early Oligocene Old World anthracotheriids // *J. Vertebr. Paleontol.* 2006. V. 26. Suppl. 3. P. 78A.
- Hooker J.J., Collinson M.E.* Mammalian faunal turnover across the Paleocene-Eocene boundary in NW Europe: the roles of displacement, community evolution and environment // *Austrian J. Earth Sci.* 2012. V. 105/1. P. 17–28.
- Hooker J.J., Dashzeveg D.* Evidence for direct mammalian faunal interchange between Europe and Asia near the Paleocene-Eocene boundary // *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.* 2003. № 369. P. 479–500.
- Janis C.M., Archibald J.D., Cifelli R.I. et al.* Archaic ungulates and ungulatelike mammals // *Evolution of Tertiary mammals of North America*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998. P. 247–259.
- Kielan-Jaworowska Z., Cifelli R.L., Luo Z.-X.* Mammals from the age of dinosaurs: origin, evolution, and structure. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2004. 649 p.
- Kondrashov P.E., Lopatin A.V., Lucas S.G.* The oldest known Asian artiodactyl (Mammalia) // *New Mexico Museum Natur. Hist. Sci. Bull.* 2004. № 26. P. 205–208.

- Kowalevsky W.O.* Monographie der Gattung Anthracotherium Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Huftiere // *Palaeontogr.* 1873–1874. Bd 22. S. 131–346.
- Kowalevsky W.O.* Osteologie of two fossil ungulate species from Entelodon and Gelocus Aymardi // *Proc. Soc. Natur. Anthropol. Ethnogr.* 1875. V. 16. P. 1–59.
- Kumar K., Jolly A.* Earliest artiodactyl (*Diacodexis*, Dichobunidae: Mammalia) from the Eocene of Kalakot, north-western Himalaya, India // *Bull. Indian Soc. Geosci.* 1986. V. 2. P. 20–30.
- Kumar S., Hedges S.B.* A molecular timescale for vertebrate evolution // *Nature.* 1998. V. 392. P. 917–920.
- Lihoreau F., Blondel S., Barry J., Brunet M.* A new species of the genus *Microbunodon* (Anthracotheriidae, Artiodactyla) from the Miocene of Pakistan: genus revision, phylogenetic relationships and palaeobiogeography // *Zool. Scripta.* 2004. V. 33. № 2. P. 97–115.
- Luo Z., Gingerich P.D.* Terrestrial Mesonychia to aquatic Cetacea: transformation of the basicranium and evolution of hearing in whales // *Univ. Michigan Pap. Paleontol.* 1999. V. 31. P. 1–98.
- Madar S.I.* The postcranial skeleton of pakicetid cetaceans // *J. Paleontol.* 2007. V. 81. P. 176–200.
- Matthew W.D., Granger W.* New mammals from the Shara Murun Eocene of Mongolia // *Amer. Museum Novit.* 1925a. № 196. P. 1–11.
- Matthew W.D., Granger W.* New ungulates from the Ardyn Obo Formation of Mongolia // *Amer. Museum Novit.* 1925b. № 195. P. 1–12.
- McKenna M.C.* Fossil mammals and early Eocene North Atlantic land continuity // *Ann. Missouri Bot. Gard.* 1975. V. 62. P. 335–353.
- McKenna M.C.* Cenozoic paleogeography of north Atlantic land bridge // *Structure and development of the Greenland-Scotland Ridge.* N.Y.: Plenum Press, 1983. P. 351–399.
- McKenna M.C., Bell S.K.* Classification of mammals above the species level. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1997. 631 p.
- Metais G.* New basal selenodont artiodactyls from the Pondaung Formation (late Middle Eocene, Myanmar) and the phylogenetic relationships of early ruminants // *Ann. Carnegie Mus.* 2006. V. 75. № 1. P. 51–67.
- Metais G., Aung Naing Soe, Marivavaux L. et al.* Artiodactyls from the Pondaung Formation (Myanmar): new data and reevaluation of the South Asian Faunal Province during the Middle Eocene // *Naturwiss.* 2007a. V. 94. P. 759–768.
- Metais G., Chaimanee Y., Jaeger J.-J., Ducrocq S.* Eocene bunoselenodont Artiodactyla from southern Thailand and the early evolution of Ruminantia in south Asia // *Naturwiss.* 2007b. V. 94. P. 493–498.
- Metais G., Qi T., Guo J., Beard K.C.* A new small dichobunid artiodactyl from Shunghuang (Middle Eocene, Eastern China): implications for the early evolution of proto-selenodonts in Asia // *Bull. Carnegie Museum Natur. Hist.* 2004. № 36. P. 177–197.
- Metais G., Qi T., Guo J., Beard K.C.* Middle-Eocene artiodactyl from Shunghuang (Jiangsu Province, Coastal China) and the diversity of basal dichobunoids in Asia // *Naturwiss.* 2008. V. 95. P. 1121–1135.
- Milinkovitch M.C., Bérubé M., Palsbø P.J.* Cetaceans are highly derived artiodactyls // *The emergence of whales: Evolutionary patterns in the origin of Cetacea.* N.Y.: Plenum Press, 1998. P. 113–131.
- Muizon C. de.* Origin and evolutionary history of cetaceans // *C.R. Palevol.* 2009. V. 8. P. 295–309.
- Muizon C. de, Cifelli R.I.* The “condylarths” (archaic Ungulata, Mammalia) from the early Paleocene of Tiupampa (Bolivia), implications on the origin of the South American ungulates // *Geodiversitas.* 2000. V. 22. P. 47–150.
- Nessov L.A., Archibald J.D., Kielan-Jaworowska Z.* Ungulate-like mammals from the Late Cretaceous Uzbekistan and a phylogenetic analysis of Ungulatomorpha // *Bull. Carnegie Museum Natur. Hist.* 1998. V. 34. P. 40–88.
- Novacek M.J.* The skull of leptictid insectivorans and the higher-level classification of eutherian mammals // *Bull. Amer. Museum Natur. Hist.* 1986. V. 183. P. 1–112.
- Novacek M.J.* Mammalian phylogeny: shaking the tree // *Nature.* 1992. V. 356. P. 121–125.
- Numella S., Hussain S.T., Thewissen J.G.M.* Cranial anatomy of Pakicetidae // *J. Vertebr. Paleontol.* 2006. V. 26. P. 746–759.
- O’Leary M., Uhen M.D.* The time of origin of whales and the role of behavioral changes in the terrestrial-aquatic transition // *Paleobiology.* 1999. V. 25. P. 534–556.
- Orliac M., Boisserie J.-R., MacLatchy L., Lihoreau F.* Early Miocene hippopotamids (Cetartiodactyla) constrain the phylogenetic and spatiotemporal settings of hippopotamid origin // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2010. V. 107. P. 11871–11876.
- Pilgrim G.E.* The artiodactyls of the Eocene of Burma // *Palaeont. Ind. N. s.* 1928. V. 13. P. 1–39.
- Pilgrim G.E.* The dispersal of the Artiodactyla // *Biol. Rev.* 1941. V. 16. P. 134–163.
- Prothero D.R., Foss S.E.* (eds.). The evolution of artiodactyls. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2007. 367 p.
- Retallack G.J.* Carbon dioxide and climate over the past 300 Myr // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. A.* 2002. V. 360. P. 659–673.
- Rich T.H., Vickers-Rich P.* Pseudotribosphenic: the history of a concept // *Vertebr. Palasiat.* 2010. V. 48. № 4. P. 336–347.
- Rose K.D.* Skeleton of *Diacodexis*, oldest known artiodactyls // *Science.* 1982. V. 216. № 4546. P. 621–623.
- Rose K.D.* The ancestry of whales // *Science.* 2001. V. 293. № 5538. P. 2216–2217.
- Royer D.L., Wing S.L., Beerling D.J. et al.* Paleobotanical evidence for near present-day levels of atmospheric CO<sub>2</sub> during part of Tertiary // *Science.* 2001. V. 292. № 5525. P. 2310–2313.
- Shimamura M., Yasue H., Oshima K. et al.* Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within even-toed ungulates // *Nature.* 1997. V. 8. P. 666–670.
- Simpson G.G.* The principals of classification and a classification of mammals // *Bull. Amer. Museum Natur. Hist.* 1945. V. 85. P. 1–350.
- Spaulding M., O’Leary M.A., Gatesy J.* Relationships of Cetacea (Artiodactyla) among mammals: increased taxon sampling alters interpretations of key fossils and character evolution // *PLoS One.* 2009. V. 4. № 9. e7062. 14 p.

- Springer M.S., Murphy W.J., Eizirik E., O'Brien S.J.* The rise of placental mammals // Origins and relationships of the major extant clades. Baltimore: John Hopkins Univ. Press, 2005. P. 37–49.
- Theodor J.M., Erfurt J., Metais G.* The earliest artiodactyls // The evolution of artiodactyls. Baltimore: John Hopkins Univ. Press, 2007. P. 32–58.
- Thewissen J.G.M., Cooper L.N., Clementz M.T. et al.* Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India // Nature. 2007. V. 450. P. 1190–1194.
- Thewissen J.G.M., Cooper L.N., George J.C., Bajpai S.* From land to water: the origin of whales, dolphins, and porpoises // Evo Edu Outreach. 2009. № 2. P. 272–288.
- Thewissen J.G.M., Madar S.I., Hussain S.T.* Whale ankles and evolutionary relationships // Nature. 1998. V. 395. P. 452.
- Thewissen J.G.M., Williams E.M., Roe L.J., Hussain S.T.* Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationships of whales and artiodactyls // Nature. 2001. V. 413. P. 277–281.
- Ting S., Meng J., Li Q. et al.* Gunungulatum xincunliense, an artiodactyl-like mammal (Ungulata, Mammalia) from the Paleocene, Chijiang Basin, Jingxi, China // Vertebr. Palasiat. 2007. V. 45. № 4. P. 278–286.
- Tsubamoto T., Tun S.T., Egi N. et al.* Reevaluation of some ungulate mammals from the Eocene Pondaung Formation, Myanmar // Paleontol. Res. 2003. V. 7. P. 219–243.
- Tsubamoto T., Zin-Mang-Maung-Thein, Egi N. et al.* A new anthracotheriid artiodactyl from the Eocene Pondaung Formation of Myanmar // Vertebr. Palasiat. 2011. V. 49. № 1. P. 85–113.
- Van Valen L.* Towards the origin of Artiodactyla // Evolution. 1971. V. 25. P. 529–529.
- Viret J.* Artiodactyla // Traité de Paléontologie. V. 6 (1). P. Masson et Cie, 1961. P. 887–1021, 1038–1084.
- Vislobokova I.* A new representative of the Hypertraguloidea (Tragulina, Ruminantia) from the Khoer-Dzan locality in Mongolia, with remarks on the relationships of the Hypertragulidae // Amer. Museum Novit. 1998. № 3225. P. 1–24.
- Vislobokova I.A.* Evolution and classification of Tragulina (Ruminantia, Artiodactyla) // Paleontol. J. 2001. V. 35. Suppl. 2. P. 69–145.
- Vislobokova I.A., Dmitrieva E.L.* Changes in enamel ultrastructure at the early stages of ruminant evolution // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. 2. P. 242–249.
- Vislobokova I.A., Trofimov B.A.* Archaeomeryx (Archaeomerycidae, Ruminantia): morphology, ecology, and role in the evolution of the Artiodactyla // Paleontol. J. 2002. V. 35. Suppl. 5. P. 429–523.
- Wang Y., Meng J., Ni X., Li Ch.* Major events of Paleogene mammal radiation in China // Geol. J. 2007. V. 42. P. 415–430.
- Wible J.R., Novacek M.J., Rougier G.W.* New data on the skull and dentition in the Mongolian Late Cretaceous eutherian mammal Zhambalestes // Bull. Amer. Museum Natur. Hist. 2004. V. 281. P. 1–144.
- Wible J.R., Rougier G.W., Novacek M.J., Asher R.J.* Cretaceous eutherians and Laurasian origin for placental mammals near the K/T boundary // Nature. 2007. V. 447. P. 1003–1006.
- Willis K.J., McElwain J.C.* The evolution of plants. Oxford: Oxford Univ. Press, 2002. 378 p.
- Woodburne M.O., Gunnell G.F., Stucky R.K.* Land mammal faunas of North America rise and fall during the Early Eocene climatic optimum // Ann. Denver Museum Natur. Sci. 2009. № 1. P. 1–77.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L. et al.* Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present // Science. 2001. V. 292. № 5517. P. 686–93.
- Zhou X., Xu S., Yang Y. et al.* Phylogenomic analyses and improved resolution of Cetartiodactyla // Mol. Phylog. Evol. 2011. V. 61. P. 255–264.
- Zhou M.Z., Zhang Y.P., Wang B.E. et al.* Mammalian fauna from the Paleocene of Nanxiong Basin, Guangdong // Palaeontol. Sin. N.S. C. 1977. V. 20. P. 1–24.

## Ecological Evolution of Early Cetartiodactyla and Reconstruction of Its Missing Initial Link

I. A. Vislobokova

The analysis of biodiversity and ecological evolution of Eocene Cetartiodactyla against the background of changes in the biosphere, biota, and paleogeography has provided a model for the origin, development, and dispersal of this group. The main trends in ecogenesis, occurrence data, relationships between the main evolutionary events and great abiotic and biotic events are considered and the possibility of Cretaceous origin of Cetartiodactyla is corroborated. Cetartiodactyla could have arise in the Late Cretaceous in Asia south of 30°–40° N or in the southern Indochina Peninsula; they diverged very early into Cetacea and Artiodactyla. The model proposed confirms monophyly of Cetartiodactyla, Artiodactyla, and Cetacea. The existence of a missing initial link explains considerable changes in the Archaeoceti structure (in particular, dentition), as compared to that of Artiodactyla. Eocene Artiodactyla were closer in ecology to the initial type of Cretaceous Eutheria.

*Keywords:* Cetartiodactyla, Cretaceous, Eocene, ecological evolution