

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

*ОР 18 суб 2000*

На правах рукописи

УДК 569. 741. 3+4

ЛАВРОВ

Александр Вадимович

КРЕОДОНТЫ АЗИИ (CREODONTA, MAMMALIA):  
МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА

04.00.09. - Палеонтология и стратиграфия



А В Т О Р Е Ф Е Р А Т

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва - 1999г.

Работа выполнена в Палеонтологическом институте РАН

Научный руководитель: доктор биол. наук А.К. Агаджанян

Официальные оппоненты: доктор биол. наук М.Ф. Ивахненко  
кандидат геол.-мин. наук М.В. Сотникова

Ведущая организация - Московский Государственный  
Университет им. М.В. Ломоносова, кафедра зоологии  
позвоночных животных Биологического факультета.

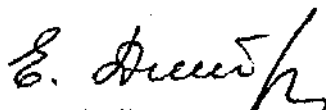
Защита диссертации состоится 15 февраля 2000 г. в "\_\_\_\_"  
часов на заседании Диссертационного Совета Д.002.47.01 при  
Палеонтологическом институте РАН по адресу: 117868,  
Москва, Профсоюзная ул., 123; тел. 339-96-33).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения  
биологических наук РАН (Ленинский проспект, 33).

Автореферат диссертации разослан "\_\_\_\_" января 2000 г.

Отзывы в 2-х экземплярах, заверенные печатью учреждения,  
просим направлять по адресу: 117 868, Москва, Профсоюзная  
ул., Палеонтологический институт РАН, Ученому секретарю.

Ученый секретарь  
Диссертационного Совета  
кандидат биологических наук

  
Е. Л. Дмитриева

E 169.336.34, 0  
E 165(57), 0

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность проблемы.** Недостаточная изученность отряда Creodonta, в частности, его азиатских представителей, связана с относительной редкостью и фрагментарностью находок. Систематика креодонтов, их филогенетические связи и происхождение группы нуждаются в уточнении.

В последние десятилетия был собран обширный новый материал, в том числе и из палеогена Монголии, который позволяет рассмотреть филогению креодонтов и их стратиграфическое значение. Назрела необходимость изучения этого материала. Сравнительный анализ мировой фауны креодонтов дает возможность проследить разнообразие адаптаций и путей эволюции, выявить закономерности формирования признаков специализированного хищника и параллелизм процесса в разных филогенетических ветвях.

Существует целый ряд нерешенных вопросов, связанных с расселением креодонтов. Изучение данных, накопленных в последние десятилетия, позволяет реконструировать историю расселения креодонтов по континентам.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы - изучение морфологии, анализ особенностей и закономерностей эволюции этого отряда, ревизия системы креодонтов Азии. В рамках решения этой задачи было осуществлено:

1. Разработка системы значимых для таксономии Creodonta признаков.
2. Установлены основные направления развития челюстного аппарата Creodonta.
3. Исследованы особенности процесса секториальной специализации зубного аппарата плотоядных млекопитающих.
4. Реконструированы строение предглазничного комплекса лицевой мускулатуры (далее - ПКЛМ) у Creodonta, Carnivora, Dasyuridae (Marsupialia) для оценки тенденций в развитии этого комплекса мускулатуры в ходе секториальной специализации зубного аппарата; реконструированы строение челюстной мускулатуры

Hyaeodontini для оценки различий специализации этого мышечного комплекса у Creodonta и Carnivora.

5. Проведена ревизия систематики Hyaeodontinae.

6. Определено положение в системе и филетические связи креодонтов Азии.

7. Уточнено географическое распространение, направление и время расселения креодонтов по континентам.

8. Определены этапы адаптивной радиации креодонтов, роль креодонтов в биоценозах, вероятные причины вымирания.

**Научная новизна.** Впервые полностью обработан материал по эоцен-олигоценовым Hyaeodontidae из местонахождений Монголии и Северного Китая (Внутренняя Монголия), произведено сравнение с большей частью представителей мировой фауны креодонтов, ревизован материал из Египта и США. Пересмотрен родовой и видовой состав гненодонтид Монголии и Китая. Дано систематическое описание 10 новых родов и 12 видов азиатских и африканских Hyaeodontidae. Обновлены диагнозы большинства их азиатских и африканских таксонов. В ходе ревизии подтверждено разделение подсемейства Hyaeodontinae на собственно Hyaeodontinae и Pterodontinae (см. Polly, 1996). При этом пересмотрены критерии выделения Pterodontinae.

Исследованы пути формирования хищнических адаптаций млекопитающих, закономерности формирования специализированных резцового и щечного зубных рядов. Впервые вскрыты закономерности преобразования резцового ряда Creodonta, принципиально отличающиеся от таковых в других группах хищных млекопитающих. В противоположность мнению о значительной редукции *m. masseter* (De Iullis, 1993) у Hyaeodontini, показано, что у *Neohyaenodon* и *Protohyaenodon* по весовому объему эта мышца была сопоставима с *m. masseter* у *Canidae* (Carnivora).

Выявлены направления специализации в различных филумах креодонтов. Прослежено несколько параллельных путей их развития. В ходе эволюции реализовались различные стратегии достижения высокого уровня специализации, формировались специализированные хищники всех размерных классов. Это, в

комплексе с высоким разнообразием креодонтов (79 родов) и их широким распространением, отражает адаптивную радиацию креодонтов.

Впервые показано, что в истории креодонтов было два крупных этапа адаптивной радиации: на рубеже палеоцена и раннего эоцена и в конце среднего- начале позднего эоцена. Установлено, что центром происхождения Creodonta была Азия. Определено азиатское происхождение Pterodontinae и Nyaeodontinae.

**Теоретическое значение.** Полученные результаты позволяют понять закономерности эволюции не только Creodonta, но и всех групп хищных (Creodonta, Carnivora, Dasyuridae). Оценка морфологических адаптаций Nyaeodontidae послужила основой для ревизии семейства. Проведенный комплексный анализ признаков позволяет выработать подходы к реконструированию филогенетических схем внутрисемейственного уровня всех Creofaga, включающих Creodonta и Carnivora.

**Практическая ценность.** Многие рода и виды креодонтов имеют узкое стратиграфическое распространение (интервал существования некоторых североамериканских и европейских форм ограничивается 1-2 зонами МР). Это делает находки креодонтов пригодными для решения биостратиграфических задач, для датировки отложений, в ряде случаев с точностью до горизонта и зоны.

Полученные результаты по филогении и системе креодонтов используются при подготовке курса лекций "История позвоночных", читаемого на кафедре Зоологии позвоночных животных и общей экологии Биологического факультета МГУ. Проведенное исследование позволяет подготовить витрину "Creodonta" для Палеонтологического музея ПИН РАН, а также может быть использовано в экспозиции Дарвиновского и других естественно-исторических музеях как иллюстрация параллелизмов в эволюции и принципов адаптивной радиации. Результаты исследования могут быть также использованы в разработке моделей наземных экосистем палеогена.

**Апробация работы.** По теме диссертации опубликовано 8 статей, 1 сдана в печать. Результаты исследований были доложены на конференциях МОИПа в 1991, 1993, 1996 и 1998 гг., на научных семинарах ПИН РАН, Юбилейной сессии Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции (ССМПЭ) в 1994 году, Международном совещании "Состояние териофауны в России и странах ближнего зарубежья" в феврале 1995 г. (Москва), VI съезде Териологического общества в апреле 1999 г. (Москва), конференции "Механизмы структурной, функциональной и нейрохимической пластичности мозга" в НИИ мозга РАМН 27-29 октября 1999 г. Исследования были поддержаны грантами РФФИ 98-04-48636, 98-04-49089, 98-05-64687, грантами Университета Мичигана (Мичиган, США) и Смитсоновского Института (Вашингтон, США).

**Объем работы.** Работа объемом 278 страницы состоит из Введения, основной части (5 глав), Заключения и списка литературы в 161 наименование (17 на русском и 144 на иностранных языках). Иллюстрации к основной части включают 72 рисунков и 17 табл. В приложении приведены промеры челюстного и зубного аппаратов креодонтов выполненные на оригинальном материале.

Работа выполнена в лаборатории Млекопитающих Палеонтологического института РАН под руководством д.б.н. А.К. Агаджаняна, которому автор выражает искреннюю благодарность за всестороннюю помощь и подробное обсуждение результатов исследований. Автор выражает искреннюю признательность за обсуждение результатов исследований, помощь и предоставленные для работы материалы сотрудникам ПИН РАН Н.Н.Каландадзе, А.С.Раутиан, Г.С.Раутиан, А.С.Лопатину; сотруднику ЗИН РАН П.П.Гамбаряну; сотрудникам НИИ ЗММУ А.Н.Кузнецову и И.Я.Павлинову; В.И.Жегалло (ГГМ им. В.И.Вернадского), Т.В.Кузнецовой (Кафедра палеонтологии МГУ). Автор также искренне благодарит Р.Эмри (Национальный музей естественной истории, Вашингтон, США), Ф.Гингрича и Д.Полли (Музей палеонтологии

Университета Мичигана, Эйн Арбор, США), Ш.Ванг (Американский музей естественной истории, Нью-Йорк, США) за плодотворные дискуссии и помощь в работе.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. История изучения креодонтов.

Креодонтов были впервые найдены в 20-е годы XIX в. в верхнеэоценовых отложениях Парижского бассейна. Фрагменты черепов *Hyaenodon* и *Pterodon*, найденные здесь, относили к *Marsupialia* (Laizer, Parieu, 1838) или к *Carnivora* (Blainville, 1839; 1841). Мнение о принадлежности к *Eutheria* утвердилось благодаря работам Г.Фийоля (Filhol, 1874). Э.Коп предложил (Cope, 1875) название *Creodonta*, присвоив им подотрядный ранг в составе *Insectivora*. М.Шлоссер (Schlosser, 1887) повысил ранг *Creodonta* до отрядного, включив в его состав, кроме креодонтов (*Oxyaenidae*, *Proviverridae*), еще 3 семейства (*Arctosyonidae*, *Mesonychia*, *Amblictonidae*). Вортман (Wortman, 1901) выделил *Creodonta* как подотряд в составе *Carnivora*. У.Мэтью (Matthew, 1902, 1909) понимал *Creodonta* более широко. В современной понимании объема таксона, *Creodonta* соответствовали выделенному им семейству *Pseudocreodi*.

Объем и ранг креодонтов неоднократно пересматривался (Cope, 1877; 1880; Osborn, Wortman, 1892; Wortman, 1901; Ameghino, 1901; Matthew, 1902; 1909; 1915; Osborn, 1910; Denison, 1938; Gregory, Hellman, 1939; Simpson, 1945; Kretzoi, 1945; Butler, 1946; Romer, 1966; Van Valen, 1966, 1967; McKenna, 1969; 1975; Lange-Badre, 1979; McKenna, Bell, 1998).

Большинство исследователей в разработке систематики плотоядных млекопитающих использовали в качестве диагностических признаки строения зубного аппарата. Однако, как было показано (Muisson, Lange-Badre, 1997), они приобретались конвергентно, в процессе специализации челюстного аппарата. Современный ранг и объем креодонтам придал М. Мак Кенна (McKenna, 1975), выделив их как отряд в составе суперотряда *Creofaga*.

Первые находки креодонтов в Азии были сделаны в миоценовых отложениях Сивалика и формации Нагри (Pilgrim, 1914; 1932). Основную массу наиболее информативных находок удалось получить в ходе работ Центрально-Азиатской Американской экспедиции: были описаны 5 новых рода и 6 видов (Matthew, Grander, 1924; 1925; Grander, 1938).

## Глава 2. Материал и методика.

Основой для работы послужили коллекции Nyuаenodontidae из эоцена и олигоцена Монголии, хранящиеся в ПИН РАН (Москва). Они были собраны в ходе Совместной Советско-Монгольской Палеонтологической Экспедицией (ССМПЭ), отрядами под руководством В.Ю.Решетова и Е.Н.Курочкина. Автор принимал участие в полевых работах экспедиции. Кроме того, были изучены коллекции В.О.Ковалевского (ГГМ им. Вернадского, Москва), коллекции креодонтов Центрально-Азиатской экспедиции Американского музея естественной истории (Нью-Йорк, США), Национального музея естественной истории (Вашингтон, США), Музея естественной истории Йельского университета (Нью Хейвен, США), Музея естественной истории Центра Д.Карнеги (Питсбург, США), Музея палеонтологии и Музея зоологии Университета Мичигана (Энн Арбор, США). В сравнительно-анатомических исследованиях использовались материалы зоологических коллекций НИИ ЗММУ и ЗИН РАН.

Автором отпрепарирована коллекция креодонтов ПИН РАН. Многие образцы были извлечены из плотного песчаника и мергелистой глины. Исследованы черепа Creodonta, детали строения челюстного аппарата и зубной системы. Морфологические признаки рассматривались с точки зрения их адаптивности. Были изготовлены слепки с материалов американских и африканских Nyuаenodontidae в Музее палеонтологии Университета Мичигана, которые использовались в работе. Отпрепарирован предглазничный комплекс лицевой мускулатуры (ПКЛМ) носухи (*Nasua rufa*), лисицы (*Vulpex vulpex*), волка (*Canis lupus*), ежа (*Eripaceus europaeus*), опоссума (*Didelphis virginiana*). Реконструирован ПКЛМ сумчатого дьявола (*Sarcophilus harrisi*) и сумчатого волка (*Thylacinus cynocephalus*).



Номенклатура лицевой мускулатуры использовалась в соответствии с терминологией П.П.Гамбаряна (1989). Реконструирован ПКЛМ креодонтов и определены тенденции ее развития. Отпрепарирована челюстная мускулатура *Vulpes vulpex*, *Canis lupus*, виргинского опоссума (*Didelphis virginiana*). Для реконструкции челюстной мускулатуры исследовались места прикрепления дистальных и проксимальных апоневрозов, для мышц ПКЛМ - только проксимальные апоневрозы, так как дистальные не имеют костного прикрепления.

При описании материала использовалась международная ветеринарная анатомическая номенклатура. Названия зубных бугорков соответствуют терминологии Р.Кея, К.Хюмае (Kau, Hiiemae, 1974). Построение системы подсемейства *hyaenodontinae* проводилось по программам PAUP (2.4.1) и HENNIG 86 по 19 признакам (Лавров, Павлинов, 1995).

Информативными для филогенетического анализа и оценки степени специализации оказались индексы, многие из которых впервые предложены автором. Из традиционных методик Б.Ланж-Бадрэ, Г.Ганнела и Ф.Гингрича (Lange-Badgre, 1979; Gunnell, Gingerich, 1991) предпочтение отдано системе промеров Б.Ланж-Бадрэ, которая используется с нашими дополнениями. Степень специализации была выражена в индексах для основной пары хищнических зубов (*у Hyaenodontidae* -  $M2/m3$  и  $M1/m2$  у *Oxyaenidae*) и черепа. Наиболее информативными оказались: а) индекс удлинения метастиля - отношение длины метастиля к длине коронки зуба ( $K_{mtst} = L_{mtst}/L$ ); б) индекс редукции протокона, определяемый как отношение ширины коронки зуба к его длине ( $K_{pr} = W/L$ ); в) индекс соотношения длины премоляров и моляров ( $L_{pm} = L_{p1-p4}/L_{m1-m3}$ ) использовался для оценки удлинения лицевого отдела; г) индекс сжатия постгленоидного отдела черепа ( $K_c = L1/L2$ ) - отражает наличие и степень специализации к широкому открытию челюстей; д) индекс асимметрии тригонида  $m3$ : отношение высот пара- и протокидидов ( $K_{am3} = L_{pr}/L_{pa}$ ) - отражает степень и направление секториальной специализации главного хищнического зуба. Эти и ряд других индексов отражают таксономически значимые признаки таксонов подсемейственного ранга и степень специализации по данному признаку.

### Глава 3. Систематика Creodonta

В составе Creodonta два семейства: Oхуаenidae (11 родов) и Нуаenodontidae (69 родов). Для креодонтов были характерны режущие моляры, пятипалые конечности. Семейства отличаются друг от друга по строению зубного и челюстного аппаратов, стопы, голеностопного сустава, когтевых фаланг. Строение слуховой области, морфология которой имеет высокое таксономическое значение, было ранее изучено на примере *Limnocyon* и *Thinocyon* (*Limnocyonopae*; см. Matthew, 1909; Van der Klaauw, 1931; Denison, 1938). Показано существенное сходство с *Carnivora*. Строение *bulla tympani* архаично. Её задне-медиальная часть энтотимпанальная. Имеются выросты *retrosum* и *squamosum*, которые указывают на то, что *bulla tympani* частично была построена из этих костей. При этом большая передне-латеральная часть слуховой капсулы оставалась хрящевой. Не известно, был ли второй центр окостенения слуховой капсулы, подобно *Feliformia*. Присутствовали обе ветви *arteria carotis interna* (Wortman, 1901). У Creodonta имеется алисфеноидный канал, что позволяет сближать Creodonta с *Caniformia*.

Как показали наши исследования, для Creodonta характерны относительно крупные полушария мозга, не покрывающие мозжечка и обонятельных долей; борозды и извилины ориентированы параллельно сагиттальной оси; височная доля хорошо развита.

По-видимому, Creodonta и *Carnivora* относятся к *Lurothipha*. Современные *Carnivora* морфологически более удалены от предковой группы, чем Creodonta. По комплексу признаков линия Creodonta и *Carnivora* противопоставляется дидельфодонтидам (Polly, 1996). Предполагается, что Creodonta дивергировали от эволюционной ветви *Carnivora* (Cope, 1877; Weber, 1928; Flynn et al., 1988) в мелу.

Нами показано, что ранние представители креодонтов объединяли в своей морфологии архаичные признаки как посткраниального скелета Oхуаenidae, так и зубного аппарата *Proviverrinae* (Нуаenodontidae). Oхуаenidae дивергировали в палеоцене от предковой группы Нуаenodontidae, архаичное строение

**Pterodontinae**

**Hyaedontinae**

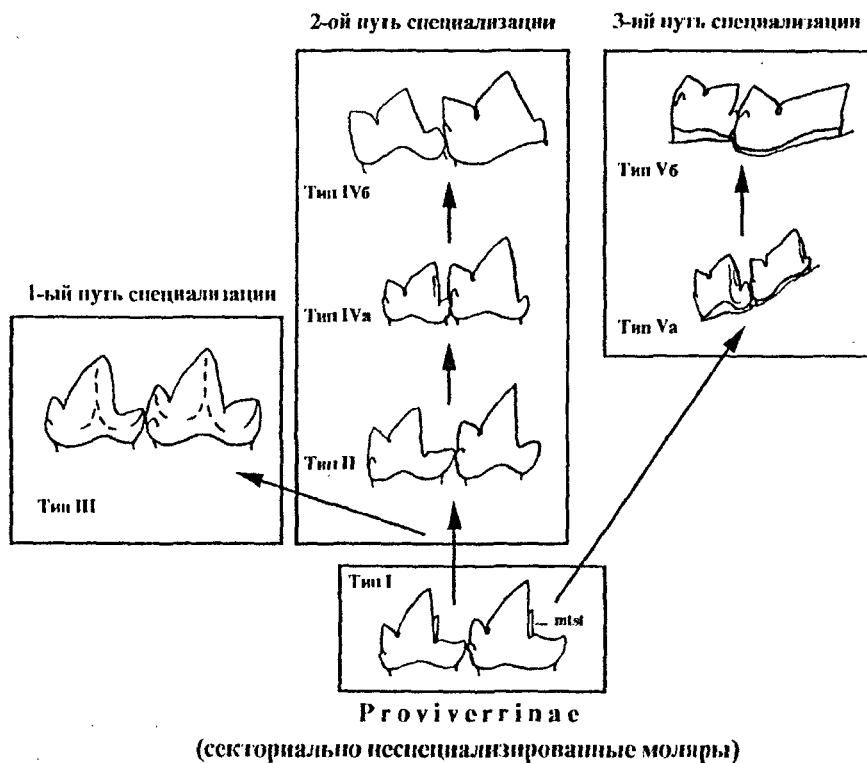


Рис. 1 Схема секториального развития m2-m3 у  
Hyaedodontidae

Представлены три основных направления (пути) секториальной специализации моляров и 5 основных морфологических типов (показаны цифрами внутри квадратов).

автоподия которых они унаследовали. От Proviverrinae произошли 4 подсемейства Нуаенодонтидае: Linnosyoninae на рубеже палеоцена-эоцена, Machaerodinae и Pterodontinae в начале среднего эоцена, Нуаенодонтидае в позднем эоцене (рис. 3).

В результате проведенной работы была разработана существенно дополненная система отряда (Табл. 1). Кроме того, подробно рассмотрена схема фициации подсемейств Proviverrinae, Нуаенодонтидае и Pterodontinae (рис. 2 - 3). Приведенная схема (рис. 2) раскрывает филетические связи этих таксонов и позволяет понять их внутреннюю структуру, сложившуюся в процессе специализации Нуаенодонтидае в среднем эоцене.

Нуаенодонтидае. На основании наших исследований морфологии черепа, включая комплекс признаков, ранее выделенных Д.Полли (Polly, 1996), Нуаенодонтидае были разделены на собственно Нуаенодонтидае, включающие 2 трибы (Нуаенодонтини, Ериптеродонтини), и Pterodontinae (4 трибы: рис. 2; табл. 1), отличающиеся строением базикrania и направлением развития секториальности моляров. Филогенетический анализ, проведенный с помощью программ PAUP (2.4.1) и HENNIG 86, выявил простую структуру подсемейства и показал присутствие в нем двух групп (Лавров, Павлинов, 1995): 1) Apterodontini; 2) Нуаенодонтини и азиатские Eripterodon и Immanopterodon (Eripterodontini). Степень удаленности последних двух родов от Нуаенодонтини оказалась намного меньше, чем от остальных представителей Pterodontinae. Систематическая близость Нуаенодонтини и Eripterodontini установлена на основании следующих признаков: 1) глазные орбиты сильно смещены латерально, а глаза обладали особым типом бинокулярного зрения; 2) секториальность моляров развивалась по пути, отличному от Pterodontinae: 3-ий путь специализации моляров (рис. 1, морфологические типы V а-б); 3) массивная ямка глубокая. Наши материалы показывают, что центр происхождения Нуаенодонтидае находился в Азии и подсемейство обособлялось от Proviverrinae, близких к Propterodon.

Pterodontinae. Apterodontini (рис. 2) в составе Pterodontinae были выделены Л.Ван Валену (Van Valen, 1968). Надродовой ранг таксона определяется уникальным направлением секториальной

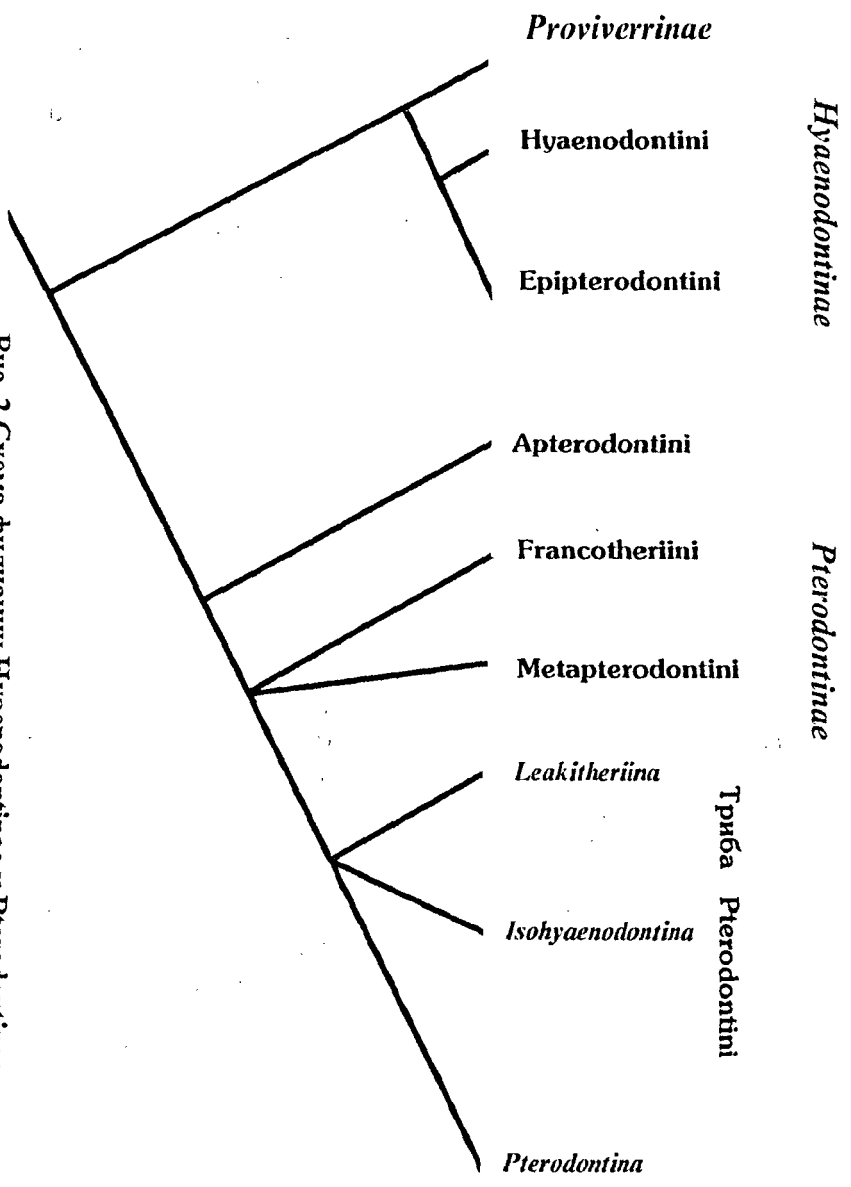


Рис. 2 Схема філіалки Hyenodontinae и Pterodontinae

специализацией его щечного зубного ряда: а) развитием протоконидов m1-m3 (рис. 1), в сочетании с трибосфеническими M1-M2; б) формированием режущих премоляров с двумя лезвиями. Характерен короткий лицевой и удлинённый посторбитальный отдел черепа, закрытый челюстной сустав, с преартикулярным отростком, как у специализированных Охуаениды. Для Francotheriini (Francotherium, Охуаениды) характерны грацильный удлинённый лицевой отдел и архаичный тип строения m1-m2 (морфологический тип II, рис.1). Metapterodontini, эндемики Африки, характеризовались мелкими размерами и грацильностью челюстного аппарата. Обособившиеся в начале среднего эоцена Pterodontini характеризовались массивным челюстным аппаратом, специализацией моляров по 2-му пути (рис.1, тип IVa) и частично укороченным посторбитальным отделом, в строении карпуса: scafoideum и lunatum слиты. Ниже приводится предложенная автором система Creodonta до подтрибного уровня (табл.1).

Таблица 1. Систематика креодонтов, предложенная автором в работе:

Отряд Creodonta Cope, 1875

Семейство Охуаениды Cope, 1877.

Подсемейство Tuthaeninae Gunnell, Gingerich, 1991.

Подсемейство Palaeonictinae Denison, 1938

Подсемейство Охуаениды Cope, 1877

Семейство Nyctenodontidae Leidy, 1869

Подсемейство Proviverrinae Schlosser, 1886

Триба Proviverrini Schlosser, 1886

Триба Teratodontini Lavrov, trib. nov.

Подсемейство Limnocyoninae, Wortman, 1902

Подсемейство Machaeroidinae Matthew, 1909

Подсемейство Pterodontinae Polly, 1996

Триба Apterodontini Szalay, 1967

Триба Francotheriini Lavrov, tribe nov.

Триба Metapterodontini Lavrov, tribe nov.

Триба Pterodontini Lavrov, tribe nov.  
П/триба Pterodontina Polly, 1996  
П/триба Leakitheriina Lavrov, subtribe nov.  
П/триба Isohyaenodontina Lavrov, subtribe nov.

#### **Подсемейство Hyaenodontinae Leidy, 1869**

Триба Eripterodontini Lavrov, tribe nov.  
Триба Hyaenodontini Leidy, 1869

### **Глава 4. Морфологические особенности Hyaenodontidae**

Для креодонтов, как и для всех плотоядных млекопитающих, характерна частичная редукция мышц ПКЛМ. *M. maxillo-nasalis* может утрачиваться полностью. Одновременно развивается и дифференцируется на многочисленные порции *m. nasolabialis profundus*. Её порции идут от краев носового отверстия к носовому хрящу. К этой мышце переходят функции *m. maxillo-nasalis* по управлению носовым хрящом и верхней губой. Отмеченные преобразования ПКЛМ имели адаптивные преимущества и вероятно, связаны со специализацией к захвату и удержанию крупной жертвы. Лицевой отдел и его мускулатура испытывают сильные механические воздействия при контакте с жертвой. Тенденция изменения строения ПКЛМ закрепляется в процессе эволюции и реализуется параллельно в различных филах.

Выявлены два направления развития зубного аппарата Creodonta. Основным направлением его развития является секториальная специализация щечного зубного ряда, которая достигает наивысшей степени у Hyaenodontini (Hyaenodontinae). У Apterodontini (Pterodontinae), напротив, при сохранении низкой степени специализации моляров отмечена секториальная специализация премоляров. Для Oxyaenidae весьма характерным направлением развития щечного ряда является секториальное развитие моляров, при сохранении трибосфенического строения премоляров. Трибосфенические P2 *Patriofelis* и *Sarkastodon* (Oxyaenidae) сохраняют 3-й корень в отличие от 2-х корневых, сжатых латеро-медиально в различной степени P2 Hyaenodontidae. Ряд Oxyaenidae имеет P2-P3 переходной формы: протоконы близки к

редукции, а корень протокона сливается с задним корнем (*Palaeonictis occidentalis*, *Oxyaena forsipata*). Формирование 2-х корневых P2-P3 связано с их специализацией к усилению прокальвающе-режущей функции, достигающей наибольшего развития у *Arterodontini* (*Hyaenodontidae*).

Направление, альтернативное секториальному развитию щечного зубного ряда, представлено в трибе *Teratodontini* (*Proviverinae*), где сохраняются трибосфенические неспециализированные моляры и формируются массивные псевдоквадритуберкулярные премоляры. Этот уклоняющийся вариант отмечен только у *Teratodon* (*Proviverinae*, рис. 3) и связан с переходом к склерофагии. У *Carnivora* весьма часто отмечается отклонение от секториальной специализации моляров и пары P4/m1, что связано с переходом к всеядению, склерофагии и растительноядению. У *Creodonta* отклонения от плотоядения единичны. *Creodonta* демонстрируют ярко выраженную магистральную тенденцию хищнической специализации и секториального развития зубного аппарата.

У креодонтов нами было установлено 5 морфологических типов нижних моляров, различающихся уровнем и стратегией специализации. Выделены также 3 основных направления специализации нижних моляров (рис. 1). Для *Proviverinae* характерен морфологический тип I: секториально неспециализированные моляры (высокий тригонид с метаконидом, параконид ниже протоконид). Тип II отмечен у неспециализированных *Pterodontinae* (*Francotheriini*): в отличие от типа I, метаконид отсутствует, талонид режущий. Морфологический тип III (триба *Arterodontini*) характеризуется развитием крупного режущего протокониды (1-ый путь специализации; рис. 1). Типы IV (птеродонтный; 2-ой путь специализации) и V (гиенодонтный; 3-ий путь специализации) представляют высшую степень секториальной специализации, которая независимо достигнута у *Pterodontinae* и *Hyaenodontinae*. У *Pterodontinae* m2-m3 характеризуются довольно высокими тригониды (высота равна длине), равенством пара- и протостилиды по длине и высоте. Форма тригониды, при 2-ом пути специализации (тип IV), сформировалась за счет увеличения высоты и длины паракониды. У *Hyaenodontinae* (тип V, 3-й путь



специализации), напротив, тригоныды  $m_2$ - $m_3$  низкие (высота меньше длины), а парастилид в 1.5 - 2 раза короче протостилида. Развитие тригоныда при 3-м типе специализации происходило за счёт увеличения высоты параконида и сильного удлинения протоконида.

У *Hyaenodontidae* выделены 3 типа специализированного основного хищнического зуба верхней челюсти  $M_2$ , которые отражают различные стратегии секториальной специализации. Тип 1 наиболее близок к исходному трибосфеническому: метастиль не превышает половины длины зуба ( $K_{mtst} < 0,5$ ); ширина зуба, за счет частичной редукции протокона, равна или немного меньше его длины ( $W/L = 0.83-1.05$ ) - *Proviverrinae*, *Pterodontinae* (*Hemipsalodon*, *Leakitherium*, *Pterodon*). Тип 2 характеризуется развитием метастыля при сохранении очень крупного протокона - *Parapterodon*. Тип 3 характеризуется редукцией протокона и значительно удлиненным метастылем ( $K_{mtst} > 0,5$ ). Этот тип отмечен у всех представителей *Hyaenodontinae*. Наиболее выражен он у *Hyaenodontini*:  $M_2$  с длинным метастылем и крошечным рудиментарным протоконом. Таким образом, *Hyaenodontinae* отличаются от других представителей семейства особым типом строения верхних и нижних моляров.

У *Pterodontinae* и *Hyaenodontinae* с увеличением размеров черепа и тела животного  $m_1$  частично редуцируется (Lavrov, Emry, 1998): уменьшается отношение длины  $m_1$  к длине ряда моляров ( $L_{m1}/L_{m1-m3}$ ). У *Proviverrinae* такой закономерности не наблюдается и относительные размеры  $m_1$  не связаны с размером животного.

Проведенные исследования показали, что для *Creodonta* дифференциация резцов характерна в гораздо большей степени, чем для *Carnivora*. Увеличенный размер одной из пар резцов связан с приобретением функции дополнительного клыка, что является показателем высокой степени хищнической специализации. Всё разнообразие строения резцового ряда является результатом процессов хищнической специализации, происходящей в нескольких направлениях: а) специализация  $I_3$  как дополнительного клыка: она сопровождается редукцией  $I_1$ - $I_2$ , до полного исчезновения; б) прокальвающая специализация  $I_2$  -

сопровождается редукцией II и I3, до полного исчезновения одного из элементов резцового ряда; в) специализация клыков, включая гиперспециализацию нижних клыков у саблезубых Machaeroidinae (подобные изменения отмечаются у Carnivora: Nimravidinae), сопровождается сильным сокращением размеров всех резцов. Редукция нижних резцов неизбежно должна была сопровождаться уменьшением размеров верхних резцов. У форм с крупными нижними клыками и мелкими нижними резцами отмечаются мелкие верхние резцы (*Thinicyon*, *Thereutherium*, *Creodonta*; *Nimravus*, *Carnivora*). У хищных сумчатых и *Mesonychia* дифференциация резцового ряда практически не отмечается. У *Carnivora* этот процесс ограничивается развитием I3/i3 и некоторой редукцией II/i1. Наиболее сильно увеличены I3 у крупных *Felidae* и *Hyaenidae* (*Crocota*, *Hsmaportetes*). Полная редукция II у *Carnivora* известна только у *Melursus* (*Ursidae*) и связана с адаптацией к мирмикофагии. Разнообразие форм резцового ряда у *Creodonta* является результатом высокой хищнической специализации зубного аппарата.

В строении челюстной мускулатуры установлены следующие особенности:

1) *m. digastricus* большинства исследованных таксонов *Creodonta* имел симфизное прикрепление дистального апоневроза. У современных и ископаемых псовых он крепится на вентральной поверхности горизонтальной ветви под *m1*; 2) для *Creodonta* характерно в целом резкое преобладание *m. temporalis* в структуре аддукторов нижней челюсти. Для *Protohyaenodon* (*Hyaenodontini*) весовое соотношение реконструированных височного мускула, массетера и крыловидного составляет 76%, 16% и 8% соответственно; у волка соотношение этих мышц - 66%, 27% и 8%. У *Neohyaenodon* соотношение аддукторов ближе к таковому у волка (65%, 30% и 5%). 3) были опровергнуты выводы Де Иллиса (*De Iullis*, 1993) о редукции *m. masseter* у *Hyaenodontini*: триба характеризуется хорошо развитым *m. masseter* и особенно мощно развитой его внутренней порцией (*m. masseter lateralis medialis*), на что указывает очень глубокая, хорошо выраженная треугольная массетерная ямка. Такая же массетерная ямка имеется только у *Propterodon* (*Proviverrinae*).

Впервые показано, что для *hyaenodontini* характерна очень хорошо развитая *m. temporalis pars orbitalis*. У других представителей *Creodonta* и *Carnivora* она намного менее развита. Это определено по площади крепления проксимального апоневроза этой мышцы, намного превышающей её площадь крепления у других хищников. Крепящееся к симфизу дистальное брюшко *m. digastricus* имело перистое строение, что связано с необходимостью компоновки мышцы в узком пространстве между сближенными ветвями нижней челюсти.

У *Creodonta* выявлена тенденция к изгибу щечного зубного ряда в дорзо-вентральном направлении. Это обусловлено механическим выигрышем в разрезании пищевого объекта не всем режущим зубным рядом, а поочередным включением в работу пар режущих лезвий хищнических зубов от P4/m1 к M2/m3. Изгиб профиля зубного ряда усиливает эффект поочередности окклюзии пар режущих зубов. Это достигается двумя различными путями: 1) за счет вентрального изгиба горизонтальной ветви нижней челюсти (*Microhyaenodon venturae*); 2) за счет вентрального изгиба профиля проксимального края верхнего зубного ряда (*Neohyaenodon*).

Строение челюстной мускулатуры у *Creodonta* подобно, но не идентично ее строению у *Carnivora*. Различия как между *Creodonta* и *Carnivora*, так и между различными группами *Creodonta* заключаются в разном соотношении объемов мышц, их порций и расположением апоневрозов.

## Глава 5. Стратиграфическое распространение и история отряда *Creodonta*

Суммирование разрозненных материалов по стратиграфическому распространению креодонтов и истории межконтинентального фаунистического обмена в палеогене позволило предложить следующую историю отряда.

Наиболее ранние из известных в настоящее время креодонтов Азии - "*Oxyaenidae* gen. et sp. indet. (*Oxyaenidae*) и *Proviverrinae* gen. et sp. indet. (*hyaenodontidae*) из позднего палеоцена Монголии (свита Наран-Булак). Этим находкам, возможно, синхронна древнейшая находка североамериканских *Oxyaenidae* -

Филогенетическая схема Hyаenodontinae и Pterodontinae

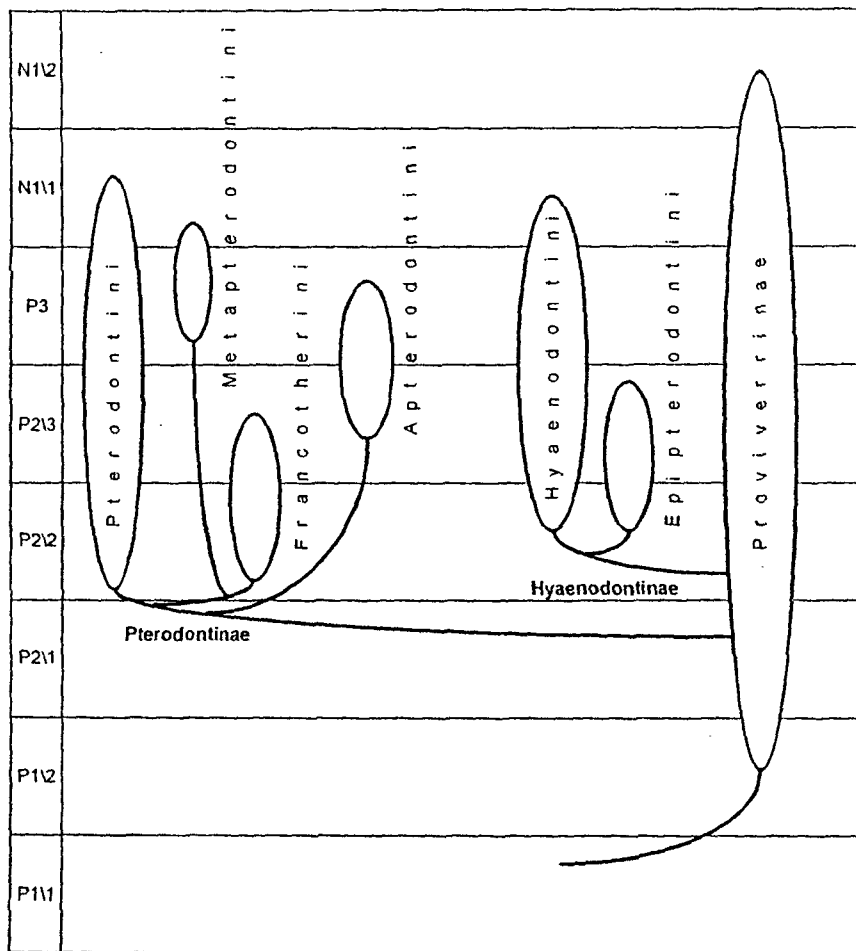


Рис. 3

*Tytthaena* (средний тиффаний, зона T15). *Proviverrinae* gen. et sp. indet. имеет специализированные туберкуло-секториальные зубы и не может быть представлен как неспециализированный предок *Oxyaenidae*. В позднем палеоцене *Oxyaenidae* проникли и распространились в Северной Америке. Они, одновременно с *Proviverrinae* (*Hyaenodontidae*), в раннем эоцене достигли Европы (*Palaeonictis gigantea*, *Prototomus* sp. соответственно, зона MP-7), но в Африку не проникли. *Oxyaenidae* в Азии представлены палеоценовым "*Oxyaena*" sp. (определен Д.Дашзэгом : *Dashzeveg*, 1996) и родом *Sarkastodon* (средний эоцен). Архаичное плантиградное строение автоподия *Oxyaenidae*, по-видимому, предопределило их меньшую конкурентноспособность по сравнению с дигитиградными *Hyaenodontidae* и даже по сравнению с дигитиградными *Mesonychia*. Можно полагать, что, сформировавшись в Азии, *Oxyaenidae* не были здесь многочисленны в палеоцене. Только после вселения в Северную Америку семейство смогло освоить широкий спектр экологических адаптаций.

В раннем эоцене в Европе *Oxyaenidae* вымерли (зона MP-9). Вселение *Hyaenodontidae* в Северную Америку произошло в раннем уосатче (Wa0), на рубеже палеоцена-эоцена (появление *Proviverrinae* и дивергировавших от них уже в Америке *Limnocyoninae*). Пик разнообразия креодонтов в Северной Америке отмечается в раннем и среднем эоцене (уосатч и бриджерий): *Oxyaenidae*, *Limnocyoninae*, *Proviverrinae* (*Hyaenodontidae*). В начале среднего эоцена от *Limnocyoninae* обособляются *Machaerodinae* (эндемичны для Северной Америки). К середине бриджерия исчезают *Limnocyoninae*, а к концу века вымирают и *Oxyaenidae*. В среднем эоцене *Hyaenodontidae* достигают Африки - *Koholia*, (*Proviverrinae*).

Появление *Pterodontinae* произошло в начале среднего эоцена в Азии (*Isphanatherium*, *Neoparapterodon* sp., нижнеалайская подсвита). *Pterodontinae* вселились в Северную Америку из Азии в начале среднего эоцена, предположительно не позднее средней уинты (начала среднего эоцена), до момента прекращения существования берингийского моста. Из Америки подсемейство по северо-атлантическому мосту проникло в Европу, где его появление фиксируется в зоне MP-11 Гейзейтала (*Oxyaenoides*). В Африке *Pterodontinae* известны с позднего эоцена (*Apterodon*).

В Азии *Hyaenodontinae* (обе трибы) появляются во второй половине среднего эоцена (формация Шара-Мурун); в Северной Америке - с раннего дошешня (конец среднего- начало позднего эоцена); в Европе *Hyaenodontinae* известны с зоны MP-17 (поздний эоцен), куда они вселяются из Азии. В Африке находки подсемейства не известны. В позднем эоцене происходит адаптивная радиация *Hyaenodontinae*. Только в раннем чадрене Северной Америки известно 8 видов *Hyaenodontini*: от сверхкрупного *Neohyaenodon gigas* до карликового *Microhyaenodon venturae*. В Европе обитало 11 видов. В позднем эоцене *Pterodontinae* известны: в Европе 8 родов; в Азии 6 родов; в Африке 5 родов (в позднем олигоцене-миоцене здесь известно 7 родов), в Северной Америке - 2 рода.

В позднем эоцене происходит угасание *Proviverrinae*. Они доживают до конца олигоцена-начала миоцена только в Африке и Южной Индии. Но в Африке в это время обособляется триба *Tegatodontini*, представляющая собой уклоняющееся направление эволюции креодонтов - специализация в склерофагии. В раннем олигоцене вымирают все *Pterodontinae* Северной Америки и Евразии (кроме *Huainailouros*), уменьшается разнообразие *Hyaenodontinae*.

В эоцене и на рубеже эоцена-олигоцена отмечается похолодание, в Центральной Азии нарастает аридность климата (Shackleton, Kennett, 1975). В олигоцене изменяется спектр потенциальных пищевых объектов креодонтов: сокращение численности и разнообразия *Perissodactyla*, радиация *Bovidae* (*Artiodactyla*). В этих условиях в Северной Америке в конце олигоцена креодонты полностью вымирают. В Европе до начала миоцена (зона MN-2) доживает только *Huainailouros* (*Pterodontinae*), а в Азии - крупные гиенодонты (*Neohyaenodon gigas*, *N. mastoscephalus*, *Hyaenodon pervagus* - горизонт соответствует европейским зонам MN-3-4) и гигантский *Huainailouros*. Дальше всего они удерживаются в Индии и Восточной Африке (датировки K-Ar методом 11-14 млн. лет)-находки *Huainailouros* и *Dissopsalis* (*Proviverrinae*). В Азии сформировалась предковая форма *Oxyaenidae* и *Hyaenodontidae*, сочетавшая в себе зубную систему *Proviverrinae* (*Hyaenodontidae*) и архаичное плантиградное строение автоподия *Oxyaenidae*. У

самых ранних Охуаениды зубной аппарат был специализирован, но строение конечностей сохранялось архаичным на протяжении всей истории семейства. У Нуаенодонтиды, напротив, в отличие от Охуаениды, исходное строение зубного аппарата было примитивное, и в процессе эволюции происходили прогрессивные изменения как зубного, так и локомоторного аппаратов. Такое комплексное развитие обусловило большую экологическую пластичность Нуаенодонтиды и позволило успешно освоить новые территории и ландшафты. Появление креодонтов в Европе и Северной Америке происходило синхронно с появлением млекопитающих других отрядов. Так, с креодонтами в палеоцен-раннем эоцене в Северную Америку из Азии вселяются представители Mesonychia, Rodentia, Primates, Artiodactyla (Gingerich, 1991). Вселение в Азию из Северной Америки происходило в меньших масштабах, что, вероятно, объясняется меньшей конкурентоспособностью североамериканской фауны в раннем палеогене. Исследование филогении креодонтов и их прохорезов делает эту группу пригодной для решения палеогеографических задач.

### Выводы

1. Предложена система признаков, которая эффективна для систематики и определения степени специализации креодонтов.
2. В развитии челюстного аппарата креодонтов существовала тенденция к изгибу профиля щечного зубного ряда в дорзо-вентральном направлении. Это обусловлено механическим выигрышем в разрезании пищевого объекта при поочередной окклюзии пар режущих зубов от P4/m1 к M2/m3. Поочередная окклюзия достигалась двумя различными путями: а) за счет вентрального прогиба нижней челюсти; б) за счет вентрального прогиба проксимального края верхней челюсти.
3. Секториальная специализация щечного зубного ряда является преобладающим направлением развития зубной системы креодонтов. Она наиболее выражена на молярах Нуаенодонтины (Нуаенодонтины) и премолярах Птеродонтины, тогда как моляры последних сохраняют трибосфеническое строение. У Аперодонтины

(Pterodontinae) секториальная специализация премоляров достигается при сохранении трибосфенических моляров. У Hyuodontinae и Pterodontinae секториальная специализация моляров происходила различными путями. У Hyuodontinae увеличивается высота параконидов и длина протоконидов m2-m3. Напротив, у Pterodontinae увеличивается длина и высота только параконидов.

4. Специализация плотоядных млекопитающих включала перестройку предглазничного комплекса лицевой мускулатуры. Происходила редукция, вплоть до полной утраты, *m. maxillo-nasalis*. При этом отмечается развитие и дифференцировка (с образованием новых порций) *m. nasolabialis profundus*, к которой переходит функция управления носовым хрящом и верхней губой.

5. Установлено, что разнообразие Hyuodontidae в Азии сопоставимо с таковым на других континентах: описаны 2 новых рода Provivertinae, 2 новых трибы и 3 новых рода Hyuodontinae, 5 новых родов Pterodontinae.

6. Подтверждена гипотеза о полифилетическом происхождении Hyuodontinae, что сделало необходимым выделение самостоятельного подсемейства Pterodontinae. Установлено, что Propterodon (Provivertinae) из среднего эоцена Монголии наиболее близок к предковой форме Hyuodontinae. Первые представители Pterodontinae известны с начала среднего эоцена Азии (Ферганский бассейн). Установлена сложная структура подсемейства Pterodontinae, внутри которого выделено 5 триб.

7. Центр происхождения как отряда креодонтов, так и подсемейств Provivertinae, Pterodontinae и Hyuodontinae находился в Азии. Охуаениды в верхнем палеоцене населяли Азию и Северную Америку. В начале раннего эоцена Охуаениды и Hyuodontidae заселили Европу, где известны с зоны MP-7). В среднем эоцене Hyuodontidae проникли в Африку. На Африканском континенте обнаружены только Provivertinae и Pterodontinae, а Hyuodontinae отсутствуют.

8. Установлены этапы адаптивной радиации креодонтов, связанные с их биологической экспансией: вселение креодонтов в Северную Америку произошло в позднем палеоцене (Охуаениды), а радиация Provivertinae и формирование Limnocyoninae - на рубеже



палеоцена-эоцена. Последняя адаптивная радиация креодонтов отмечается в конце среднего - начале позднего эоцена по всплеску разнообразия Pterodontinae в Азии, появлению Nyuаenodontinae в Азии и проникновению последних в Северную Америку (Nyuаenodontini). Общие рода рассматриваемых подсемейств на разных континентах практически отсутствуют, за исключением Nyuаenodon (Европа, Азия, Северная Америка), Neonyuаenodon (Азия, Северная Америка), Nyuаinailougos (Европа, Азия, Африка), Pterodon (Европа, Африка). Степень родового эндемизма обоих подсемейств для каждого континента очень высока, что свидетельствует о произошедших местных адаптивных радиациях. Креодонты занимали экологические ниши хищников всех размерных классов и играли ключевую роль в биоценозах как консументы второго порядка.

### Список публикаций по теме диссертации

1. Лавров А.В. Новые материалы по креодонтидам (Creodonta) Евразии // Бюлл. МОИП, отд. Геол., 1992. Т. 67, вып. 3. С. 132.
2. Лавров А.В., Павлинов И.Я. Опыт кладистического анализа Nyuаenodontinae (Creodonta). Труды Международного совещания «Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье» 1-15 февраля 1995г., Москва. М., 1996. С. 68- 71.
3. Лавров А.В. Новый род Neoparapterodon (Creodonta, Nyuаenodontidae) из местонахождения Хайчин-Ула 2 (свита Хайчин, Монголия) и систематическое положение азиатских Pterodon // Палеонт. Журн. 1996. №4. С. 95-107.
4. Лавров А.В., Аверьянов А.О. Древнейшие Азиатские Nyuаenodontidae (Mammalia, Creodonta) из нижнего эоцена Южной Ферганы // Палеонт. Журн. 1998. № 2. С. 96-102.
5. Лавров А.В. Креодонты центральной Азии // Бюлл. МОИП, отд. Геол., 1998. Т. 73., вып. 2. С. 71.
6. Lavrov A.V., Emry R.J. Nyuаenodon venturae (Nyuаenodontidae, Creodonta, Mammalia) from the Early Chadronian (Latest Eocene) of Wyoming // Journal of Paleontology. 1998. V 72. №4. P 752-757.

7. Лавров А.В. Адаптивная радиация Hyaeodontinae (Creodonta Hyaeodontinae) Азии. VI съезд Териологического общества, Тезисы докладов, 13-16 апреля 1999г. Москва. М. 1999. С. 138.

8. Савельев С.В., Лавров А.В. Исследование естественного нейрокраниального отлива *Neohyaenodon horridus* (Hyaeodontidae, Creodonta). VI съезд Териологического общества, Тезисы докладов, 13-16 апреля 1999г. Москва. М. 1999. С. 224.

9. Савельев С.В., Лавров А.В. Морфо-функциональная реконструкция мозга *Neohyaenodon horridus* (Hyaeodontidae, Creodonta) по природному нейрокраниальному отливу // Палеонт. журн. В печати.