

УДК 569.363

Происхождение семейства землеройковых (*Soricidae*, *Mammalia*): палеонтологические данные

А.В. Лопатин

Палеонтологический институт РАН

E-mail: alop@paleo.ru

Установлена морфологическая преемственность в последовательности *Eosoricodon terrigena* Lopatin, 2005 (Nyctitheriidae, Eosoricodontinae; базальный эоцен Монголии) — *Soricolestes soricavus* Lopatin, 2002 (Soricidae, Soricolestinae; средний эоцен Монголии) — продвинутые Soricidae. На этом основании предложена гипотеза о происхождении землеройковых от эосорикодонтовых никтитериев в раннем эоцене Азии. На начальном этапе становления группы преобразования жевательного аппарата включали: 1) увеличение передних резцов, 2) компактизацию ряда антемоляров, 3) вторичную премоляризацию последних премоляров, 4) развитие эктодиламбдоморфии моляров, 5) уменьшение массетера и усиление внутреннего височного мускула.

Ключевые слова: Soricomorpha, Soricidae, Nyctitheriidae, эоцен, Азия, морфология, эволюция, филогения.

Реконструкция происхождения современных групп организмов – одна из интереснейших задач, решаемых в значительной мере с помощью палеонтологии. Палеонтологическая летопись некоторых групп млекопитающих довольно четко иллюстрирует их морфологическую эволюцию, что позволяет уверенно судить о родственных связях внутри конкретных таксонов. С другой стороны, многие специализированные группы впервые появляются в палеонтологической летописи с почти современным набором доступных изучению морфологических признаков, что вынуждает строить представления об их возможном происхождении и родстве на довольно зыбком основании аналогий и допущений. Таковы, например, отряды рукокрылых (Chiroptera), трубкозубов (Tubulidentata), прыгунчиков (Macroscelidea), неполнозубых (Edentata). При переходе на семейственный таксономический уровень число подобных групп по понятным причинам значительно возрастает. Среди насекомоядных одной из таких групп являются землеройковые (Soricidae) — самое широко распространенное и разнообразное из семейств Lipotyphla.

В современной фауне Soricidae формируют основу таксономического разнообразия насекомоядных: известно 335 видов землероек (Wolsan, Hutterer, 1998), что составляет приблизительно 80 % от общего числа видов Lipotyphla. Эти виды принадлежат 23 родам, при этом насчитывается более 160 видов рода *Crocidura* и около 70 видов рода

Sorex (Wolsan, Hutterer, 1998). В ископаемом состоянии описано свыше 250 видов (из них около 200 вымерших) и более 70 родов (около 60 вымерших) землероек (Wolsan, Wójcik, 1998). Как свидетельствует палеонтологическая летопись, пик таксономического разнообразия землероек приходится на неоген (Repenning, 1967; Rzebik-Kowalska, 1997, 1998; Storch et al., 1998). В миоцене Soricidae были представлены шестью подсемействами: вымершими Heterosoricinae, Crocidosoricinae, Limnoecinae и Allosoricinae и дожившими до современности Soricinae и Crocidurinae. В олигоцене известны Heterosoricinae и Crocidosoricinae, в эоцене — Heterosoricinae и Soricolestinae. Наиболее примитивной группой землероек долгое время считалось существовавшее с конца среднего эоцена до начала плиоцена подсемейство Heterosoricinae, некоторыми исследователями рассматриваемое в ранге семейства (Reumer, 1987, 1998). К гетеросорицинам относится род *Domnina* Cope, 1873 из среднего эоцена – раннего миоцена Северной Америки (McKenna, Bell, 1997; Harris, 1998), до недавнего времени считавшийся древнейшим из всех известных родов Soricidae. В среднем эоцене представители *Domnina* известны из поздней уинты и дюшезния (Stucky, 1992), причем позднеуинтские формы определены как *Domnina* cf. *gradata* Cope, 1873 (Krishtalka, Setoguchi, 1977) и *Domnina* sp. (Storer, 1984). *Domnina* не проясняет проблему происхождения Soricidae, так как характеризуется общим для всех землеройковых строением зубной системы. Теперь остатки самой древней и примитивной землеройки — *Soricolestes soricavus* Lopatin, 2002 (рис. 1, *к–п*) — описаны из среднеэоценовой свиты хайчин местонахождения Хайчин-Ула II в Монголии (Лопатин, 2002). *Soricolestes* выделен в особое подсемейство Soricolestinae Lopatin, 2002.

Среди вымерших сорикоморфных насекомоядных с землеройковыми сближались Nyctitheriidae и Plesiosoricidae. Дж. Симпсон (Simpson, 1945) рассматривал никтитериид как группу примитивных землеройкоподобных Soricoidea без наиболее заметных адаптаций Soricidae. Р. Сабан (Saban, 1958), А.А. Гуреев (1971, 1979) и Б. Сиге (Sigé, 1976) предположительно связывали происхождение землеройковых с эоценовыми никтитеридами. При этом Симпсон, Сабан и Гуреев помещали в Soricidae эоцен-раннеолигоценый род никтитериид *Saturninia* (Гуреев выделял его в особое подсемейство Saturniniinae Gureev, 1971 в противовес всем остальным землеройкам, Soricinae в его понимании). Ж. Реймер (Reumer, 1987) полагает, что Heterosoricidae и Soricidae независимо произошли от эоценовых Nyctitheriidae, причем более примитивные гетеросорициды обособились значительно раньше.

Ч. Репеннинг (Repenning, 1967) исключал *Saturninia* из Soricidae и не считал никтитериид предковой группой для землероек, в основном, из-за наличия моляриформного P_4 у Nyctitheriidae (которых он рассматривал в составе Erinaceoidea). Репеннинг полагал, что землеройки произошли от неизвестного эоценового представителя Soricoidea.

Л. Ван Вален (Van Valen, 1967) допускал возможность происхождения Soricidae от Plesiosoricidae или Adapisoricidae (включая в последнее семейство и никтитериид). П. Батлер (Butler, 1988) полагал, что Soricidae и Nyctitheriidae связаны лишь отдаленным родством в пределах Soricomorpha, и считал, что землеройки имеют ближайшего общего предка с Plesiosoricidae.

Проведенный Р. Ашером с соавторами (Asher et al., 2002) филогенетический анализ Soricomorpha (McKenna, Bell, 1997) показал тесное родство Soricidae с заламбодонтными аптернодонтными подсемейства Oligoryctinae (верхи нижнего эоцена – нижний олигоцен западной части Северной Америки). Однако олигориктины сходны с землеройками лишь наличием глубокой медиальной впадины венечного отростка нижней челюсти (Asher et al., 2002, с. 106). Данный признак явно был приобретен этими груп-

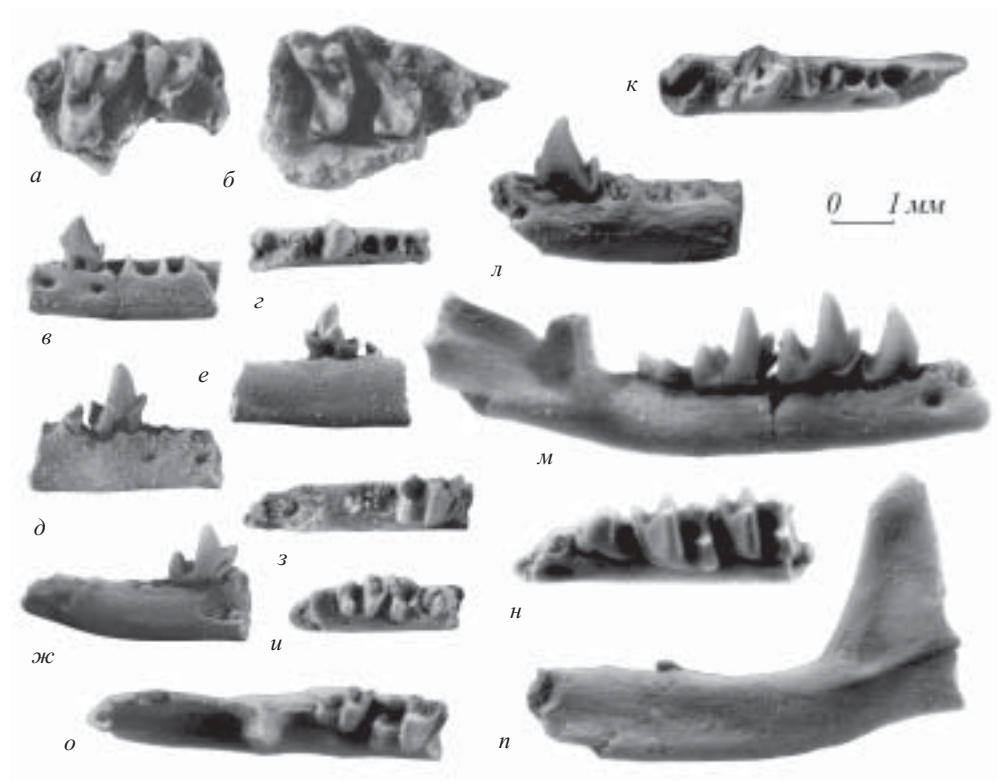


Рис. 1. *Eosoricodon terrigena* Lopatin, 2005 (а-и) и *Soricolestes soricavus* Lopatin, 2002 (к-п): а — экз. ПИН, № 3104/901, фрагмент левой верхнечелюстной кости с M^1 – M^2 и альвеолами M^3 с окклюзиальной стороны; б — экз. ПИН, № 3104/902, фрагмент правой верхнечелюстной кости с M^1 – M^2 и фрагментом M^3 с окклюзиальной стороны; в — экз. ПИН, № 3104/890, фрагмент левой нижнечелюстной кости с P_3 и альвеолами P_1 – P_2 и P_4 – M_1 с лабиальной стороны; г–е — экз. ПИН, № 3104/891, фрагмент правой нижнечелюстной кости с P_4 и альвеолами P_2 – P_3 и M_1 : г — с окклюзиальной стороны, д — с лабиальной стороны, е — с лингвальной стороны; ж, з — голотип ПИН, № 3104/900, фрагмент правой нижнечелюстной кости с M_2 и альвеолами M_3 : ж — с лабиальной стороны, з — с окклюзиальной стороны; и — экз. ПИН, № 3104/481, фрагмент правой нижнечелюстной кости с M_2 – M_3 с окклюзиальной стороны; Монголия, Цаган-Хушу; нижний эоцен, свита наран-булак, пачка бумбан; к — экз. ПИН, № 3107/409, фрагмент правой нижнечелюстной кости с разрушенными P_4 – M_1 и альвеолами I_1 – P_3 с окклюзиальной стороны; л — экз. ПИН, № 3107/407, фрагмент левой нижнечелюстной кости с P_4 с лабиальной стороны; м — голотип ПИН, № 3107/405, фрагмент правой нижнечелюстной кости с P_4 – M_3 с лабиальной стороны; н — экз. ПИН, № 3107/406, фрагмент левой нижнечелюстной кости с P_4 – M_2 с окклюзиальной стороны; о — экз. ПИН, № 3107/408, фрагмент правой нижнечелюстной кости с M_2 – M_3 с окклюзиальной стороны; п — экз. ПИН, № 3107/410, фрагмент правой нижнечелюстной кости с венечным отростком с лингвальной стороны; Монголия, Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин.

пами независимо. Поэтому гипотезу о близком родстве олигориктин с землеройками нельзя считать обоснованной.

Следует отметить, что морфологические различия между никтитеридами и типичными землеройками очень велики, что не позволяет прямо выводить *Soricidae* от *Nyctitheriidae*. В противоположность *Soricidae*, у типичных никтитериид длинная нижняя челюсть,

глубокая массетерная впадина, полная зубная формула, субмоляриформный, семимоляриформный или премоляриформный P_4 , моляры с крупным, центрально расположенным гипоконулидом и удлинённый M_3 . Основные эволюционные тенденции никтитериид, включая укорочение подглазничного канала, уменьшение клыков, развитие многобугорчатых резцов, увеличение полки гипокона, расширение челюстного мышцелка, а также утрату переднего подбородочного отверстия и увеличение вертикальности венечного отростка (Butler, 1988), сближают их с Soricidae. Однако тенденции к редукции премоляров, прогрессивной вторичной премоляризации P_4 и редукции талонида M_3 , проявившиеся в некоторых группах никтитериид, например, у позднеэоценовых Amphidozotheriinae (Sigé, 1976), были реализованы слишком поздно, чтобы иметь отношение к происхождению Soricidae, и, таким образом, могут рассматриваться как проявление параллелизма. Открытие *Soricolestes*, по морфологии нижних зубов и челюсти промежуточного между Nyctitheriidae и типичными Soricidae, впервые позволило дать четкое обоснование гипотезе происхождения землеройковых от никтитериид (Лопатин, 2002). В дальнейшем эта гипотеза получила новое подкрепление в связи с открытием в базальном эоцене Монголии специализированного представителя никтитериид *Eosoricodon terrigena* Lopatin, 2005 (рис. 1, a–u), заполняющего морфологический разрыв между Soricolestinae и типичными Nyctitheriidae (Лопатин, 2005a, 2006).

Большинство ископаемых насекомоядных известно по фрагментарным остаткам, в основном, обломкам челюстей с зубами. Это относится и к вымершим представителям Soricomorpha – Nyctitheriidae и Plesiosoricidae, рассматриваемым в качестве кандидатов в предки землеройковых. Поэтому при обсуждении проблемы происхождения Soricidae приходится ограничиться анализом признаков зубов и челюстей. В их числе для землеройковых характерны следующие особенности: 1) скуловая дуга полностью редуцирована (в рудиментарном виде сохраняется у Heterosoricinae), 2) мышцелок нижней челюсти раздвоен и имеет две суставные фасетки, 3) массетерная впадина обычно отсутствует (поверхностная у Heterosoricinae, четкая у Soricolestinae), тогда как внутренняя височная впадина сильно развита (поверхностная у Soricolestinae), 4) горизонтальная ветвь нижней челюсти значительно укорочена, венечный отросток вертикальный, 5) передние по положению резцы сильно увеличены: верхний вертикальный, серповидный, нижний — прокумбентный, часто зубчатый, 6) промежуточные зубы (антемоляры), в число которых входят все зубы между передним резцом и последним премоляром ($P^4/4$), редуцированы в числе и размерах, как правило, однообразного упрощенного строения, 7) P^4 и P_4 специализированного строения, P_4 с тенденцией к антемоляризации, 8) моляры специфического эктодиламбдоморфного строения (новый термин, см. Лопатин, 2005б, 2006; Lopatin, 2006): M^1 и M^2 с хорошо развитым W-образным эктолофом с вершинами на парастиле, мезостиле и метастиле, имеют гипокон; талонид M_1 и M_2 принципиально двухбугорковый, гипоконулид либо полностью отсутствует, либо характерным образом смещен к постеролингвальному краю талонида и преобразован в энтостилид; талонид M_3 редуцированный, обычно одно- или двухбугорковый.

Полная редукция скуловой дуги характерна для многих групп насекомоядных (Tenrecidae, Chrysochloridae, Solenodontidae, Nesophontidae, Apternodontidae), а также некоторых насекомоядноподобных плацентарных (Palaeoryctidae). Формирование медиальной впадины венечного отростка отмечено у заламбодонтных Oligoryctinae (Asher et al., 2002) и некоторых никтитериид — *Voltaia* (Несов, 1987), и, таким образом, также происходило независимо в разных группах насекомоядных. Укороченная горизонтальная ветвь и вертикальный венечный отросток функционально связаны с предыдущими признаками. Увеличенные передние резцы характерны для многих групп насекомоядных,

но важны их гомологии, какие именно резцы увеличены ($I^{1/1}$, $I^{1/2}$ или $I^{2/2}$). Антемоляризация промежуточных зубов связана с укорочением и компактизацией зубного ряда. Среди Soricomorpha она проявляется у Plesiosoricidae и Talpidae, среди Erinaceidae — у Erinaceinae и Brachyericinae. Эктодиламбдоморфия моляров, включая образование эктолофа и формирование энтостилида, характерна также для Talpidae и некоторых Chiroptera.

Таким образом, для решения проблемы происхождения Soricidae в первую очередь необходимо: 1) установить гомологии их увеличенных передних резцов, 2) проследить процесс антемоляризации промежуточных зубов, 3) проследить развитие P^4 и P_4 , 4) проследить развитие эктодиламбдоморфии моляров, 5) установить первое появление двойного черепно-челюстного сочленения в линии Soricidae. Для решения этих задач в настоящей статье проведен сравнительный морфологический анализ строения зубов и нижней челюсти типичных Soricidae, древнейшей землеройки *Soricolestes soricavus* и специализированного никтитерия *Eosoricodon terrigena*. Поскольку данных о верхних резцах, антемолярах и P^4 *Soricolestes* и *Eosoricodon* нет, в анализе использованы только признаки нижних зубов. Обсуждаемые в работе материалы хранятся в коллекции Палеонтологического института РАН (ПИН).

Сравнительный анализ морфологии типичных Soricidae, *Soricolestes* и *Eosoricodon*

Гомологии передних резцов. У современных и всех ископаемых землероек, исключая *Soricolestes*, промежуточные зубы недифференцированы по строению (рис. 2, а). Вместе с тем, число передних зубов в нижней челюсти не менее чем на один зуб меньше исходного для насекомоядных ($I_3C_1P_4$). Поэтому гомология прокумбентного нижнего резца Soricidae («soricid incisor», I_1 или I_2) до описания *Soricolestes* не была точно известна (Repenning, 1967; Butler, 1988; Dannelid, 1998), хотя обычно все-таки считалось, что это I_1 (Гуреев, 1979; Dannelid, 1998).

Число, размеры и расположение альвеол передних зубов у *Soricolestes* явно демонстрируют, что у него в нижней челюсти было три резца, клык и три премоляра (рис. 1, к; 2, ж, з). Таким образом, можно считать доказанным, что у Soricidae изначально был увеличен I_1 . Это позволяет отвергнуть гипотезу о происхождении Soricidae от Plesiosoricidae (Van Valen, 1967; Butler, 1988), так как у последних увеличен не I_1 , а I_2 (см. Viret, 1946, рис. 1, 2; Green, 1977, рис. 2; и др.). У Nyctitheriidae либо все резцы одинаково мелкие, либо увеличен I_1 (Sigé, 1976). Передние резцы *Eosoricodon* не сохранились, но, судя по строению передней части горизонтальной ветви, они не были значительно увеличенными и прокумбентными.

Для насекомоядных характерно, что при наличии в нижней челюсти увеличенного I_1 в верхней челюсти должен быть увеличен I^1 (Sigé, 1976). Поэтому можно сделать вывод, что у Soricidae, как и у некоторых Nyctitheriidae, увеличены именно передние пары резцов.

Антемоляризация промежуточных зубов. У Soricidae мелкие однокорневые зубы между I_1 и P_4 , обычно именуемые промежуточными зубами (Гуреев, 1979) или антемолярами (Repenning, 1967; Dannelid, 1998; Ziegler, 1998), обозначаются последовательно, в зависимости от количества: A_1 , A_1-A_2 и т. д., вплоть до A_1-A_5 (Ziegler, 1998). У одного из экземпляров *Soricolestes* в нижнечелюстном фрагменте сохранились пять альвеол антемоляров между увеличенной альвеолой I_1 и основанием разрушенного P_4 (рис. 1, к; 2, ж, з). Две передние альвеолы очень мелкие и заметно наклонены вперед, что позволяет расценивать их как альвеолы резцов I_2 и I_3 . Следующая крупная альвеола явно соотносится с клыком (C_1). Две задние альвеолы принадлежат двум однокорневым

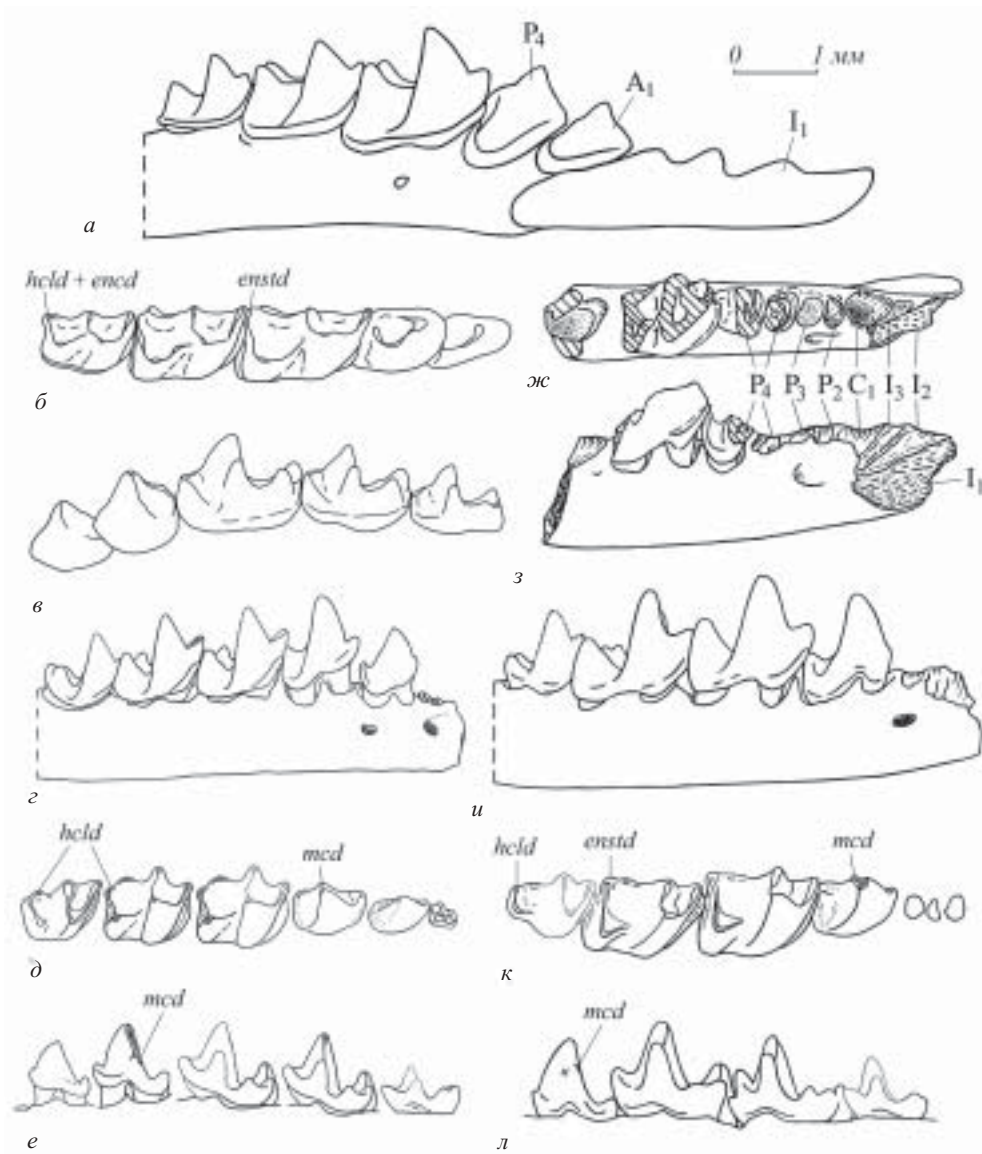


Рис. 2. Сравнение нижних зубных рядов *Sorex*, *Eosoricodon* и *Soricolestes*: а–в — *Sorex araneus* L., 1758 (Soricidae, Soricinae): а — часть горизонтальной ветви правой нижнечелюстной кости с I_1 – M_3 с лабиальной стороны, б — правые A_1 – M_3 с окклюзиальной стороны, в — правые A_1 – M_3 с лингвальной стороны; колл. ПИН, Республика Коми; современный; г–е — *Eosoricodon terrigena* Lopatin, 2005 (Nuctitheriidae, Eosoricodontinae), композиционный ряд правых P_2 – M_3 в реконструированном фрагменте нижней челюсти на основе голотипа ПИН, № 3104/900 и экземпляров ПИН, №№ 3104/890 (фрагмент левой нижнечелюстной кости с P_3 и основанием P_2), 3104/891 (фрагмент правой нижнечелюстной кости с P_4), 3104/893 и 894 (экземпляры с M_2 и талонидом M_1) и 3104/481 (фрагмент правой нижнечелюстной кости с M_2 – M_3); г — с лабиальной стороны, д — с окклюзиальной стороны, е — с лингвальной стороны; Монголия, Цаган-Хушу; нижний эоцен, свита наран-булак, пачка бумбан; ж–л — *Soricolestes soricavus* Lopatin, 2002 (Soricidae,

Soricolestinae): *жс*, *з* — экз. ПИН, № 3107/409, фрагмент правой нижнечелюстной кости с разрушенными P_4-M_1 и альвеолами I_1-P_3 ; *жс* — с окклюзиальной стороны, *з* — с лабиальной стороны; *и-л* — голотип ПИН, № 3107/405, фрагмент правой нижнечелюстной кости с P_4-M_3 и альвеолами C_1-P_3 ; *и* — с лабиальной стороны, *к* — P_4-M_3 и альвеолы C_1-P_3 с окклюзиальной стороны, *л* — P_4-M_3 с лингвальной стороны; Монголия, Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин. Обозначения: *ensid* — энтостилид, *hclid* — гипоконулид, *hclid* + *encl* — слитые гипоконулид и энтоконида, *mcd* — метаконида. Реконструированные части зубов показаны прерывистой линией.

премолярам, идентифицируемым как P_2 и P_3 (поскольку при редукции ряда премоляров у насекомоядных в первую очередь исчезает P_1 , можно с уверенностью предполагать, что именно этот зуб отсутствует у *Soricolestes*). Вероятно, так же следует интерпретировать недифференцированные по форме и величине альвеолы A_1-A_5 у *Srinitium caeruleum* Ziegler, 1998 из верхнего олигоцена Германии (Ziegler, 1998). Таким образом, исходной формулой нижних зубов землеройковых следует считать $I_3C_1P_3M_3$. Следовало бы установить, что A_1 нужно обозначать I_2 , $A_2 - I_3$, $A_3 - C_1$, $A_4 - P_2$, $A_5 - P_3$. Но у продвинутых землероек обозначения антемоляров определяются только числом промежуточных зубов в челюсти и их порядком: единственный антемоляр у таксона X всегда обозначается как A_1 , а у таксона Y из двух имеющихся антемоляров передний обычно обозначается как A_1 , а задний — как A_2 , даже если очевидно, что A_2 у Y гомологичен A_1 у X. Таким образом, до определения последовательности редукции антемоляров в каждой из крупных линий Soricidae, определить гомологии антемоляров нельзя. По-видимому, эта последовательность различалась в разных линиях. У *Soricolestes* наиболее мелкими являются альвеолы I_3 и I_2 . Возможно, у некоторых продвинутых Soricidae при дальнейшей редукции ряда антемоляров в первую очередь утрачивались третий и второй резцы. Однако у *Srinitium rinitium caeruleum* альвеола A_1 заметно крупнее альвеол четырех остальных антемоляров (Ziegler, 1998). Следовательно, у ранних Crocidosoricinae I_2 не имел тенденции к редукции. Из двух однокорневых премоляров у *Soricolestes* меньше передний: вероятно, P_2 исчезал в эволюции некоторых Soricidae раньше, чем P_3 . Так как в случаях, когда ряд антемоляров редуцируется до одного зуба, в большинстве линий последним исчезает миниатюрный антемоляр непосредственно впереди P_4 (см. Repenning, 1967), можно предполагать, что единственный сохраняющийся антемоляр является гомологом переднего зуба — I_2 или C_1 (в разных линиях).

У *Eosoricodon* C_1 довольно крупный, соотношение величины премоляров — $P_4 > P_3 \gg P_2 > P_1$. P_1 однокорневой, у P_2 корни сросшиеся. P_3 и P_4 более крупные, с отдельными, широко расставленными корнями. Таким образом, можно отметить некоторую редукцию передней части нижнего ряда премоляров (средней части нижнего ряда антемоляров).

Вторичная премоляризация P_4 . По величине и строению P_4 *Soricolestes* сильно отличается от остальных Soricidae (рис. 2, *a-v*) и напоминает Plesiosoricidae, а также некоторых Talpidae и Chiroptera. Репеннинг (Repenning, 1967) рассматривал немольризованный P_4 землероек как примитивный признак, что позволило ему выдвинуть предположение о близком родстве Soricidae с Chiroptera и их общем докайнозойском обособлении от насекомоядных с моляриформным P_4 . Б. Сиге (Sige, 1976) показал, что моляриформная структура последнего премоляра — примитивный признак как для Lipotyphla, так и для Chiroptera, а параллельно развившиеся упрощенные типы строения P_4 характерны для эволюционно продвинутых групп. Частично моляризованный P_4 *Soricolestes* с редуцированным параконидом, рудиментарным метаконидом и однобугорковым цингулидоподобным талонидом (рис. 2, *и-л*) весьма сходен с P_4 *Eosoricodon* (рис. 2, *з-е*), который образовался в результате прогрессивной вторичной премоляризации

субмолярiformного последнего премоляра, свойственного древнейшим никтитеридам (Лопатин, 2005а).

Развитие эктодиламбдоморфии моляров. Верхние зубы *Soricolestes* неизвестны, поэтому судить о степени развития эктодиламбдоморфии у этого древнейшего представителя Soricidae возможности нет. Верхние зубы *Eosoricodon* не демонстрируют признаков эктодиламбдоморфии (рис. 1, а, б).

Признаками эктодиламбдоморфии для нижних моляров являются возвышенный гипоконид и исчезновение заднего талонидного бугорка — гипоконулида. Называемая энтостилидом структура на M_1 – M_2 землероек гомологична гипоконулиду (Sigé, 1976) и образована в результате смещения гипоконулида в постеролингвальный угол окклюзиальной поверхности при соединении его с гипоконидом и первичной изоляции от энтоконидов, так же как у никталодонтных рукокрылых (Menu, Sigé, 1971). В процессе эволюции Soricidae этот элемент утратил первоначальную форму бугорка и в дальнейшем независимо в разных группах сильно редуцировался или полностью исчез (при соединении посткристида с энтоконидом). У *Soricolestes* имеется энтостилид M_1 – M_2 , и строение этих зубов принципиально не отличается от такового более поздних Soricidae (рис. 2, а–в, и–л). Очевидно, более ранние этапы формирования эктодиламбдоморфных черт талонида нижних моляров относятся к более древним стадиям становления Soricidae или их предков. *Soricolestes* отличается от прочих землероек трехбугорковым талонидом M_3 , на котором, как и на M_1 – M_2 , оканчивающийся гипоконулидом посткристид обособлен от редуцированного энтоконидов. Последнее позволяет предполагать, что у более поздних Soricidae лингвальный талонидный бугорок на M_3 представляет собой не энтоконид, как принято считать, а слитые гипоконулид и энтоконид, причем энтоконид большей частью входит в состав энтокристида (иногда у современного *Sorex araneus* можно заметить рудиментарную двусоставность лингвального талонидного бугорка; см. рис. 2, б).

Нижние моляры *Eosoricodon terrigena* имеют высокий энтокристид и маленький гипоконулид, сближенный с энтоконидом, но отделенный от него отчетливой складкой (рис. 2, г–е). Вероятно, именно такой сублингвальный гипоконулид был модифицирован в энтостилид, свойственный землеройкам, включая *Soricolestes*. Талонид M_3 у *Eosoricodon* редуцирован сильнее, чем у прочих никтитерид (исключая Amphidozotheriinae: Sigé, 1976), по строению полностью отвечает M_3 *Soricolestes*, но имеет относительно более крупные гипоконулид и энтоконид.

Строение восходящей ветви нижней челюсти. У *Soricolestes* венечный отросток характерной для Soricidae формы — высокий, вертикальный, с остроугольной вершиной (рис. 3). К сожалению, имеющиеся материалы не позволяют установить наличие или отсутствие у *Soricolestes* главной аутапоморфной черты Soricidae (Repenning, 1967; MacPhee, Novacek, 1993) — двойного сочленения нижней челюсти с черепом, обеспеченного наличием двойного сочленовного мышцелка с раздельными верхней и нижней суставными фасетками. Однако образование двойного челюстного сочленения сопровождается у землероек значительными функциональными перестройками челюстных мышц, в том числе утратой большей части массетера и перемещением порции височного мускула на медиальную сторону венечного отростка (MacPhee, Novacek, 1993). При этом у большинства землероек исчезает массетерная впадина и образуются наружная и внутренняя височные впадины (рис. 3, а, б). Поэтому наличие на венечном отростке нижней челюсти *Soricolestes* глубокой и крупной массетерной впадины при отсутствии четко выраженной внутренней височной впадины (рис. 3, в, г) может косвенно свидетельствовать об отсутствии или очень слабом, зачаточном, развитии двойного сочленовного мышцелка.

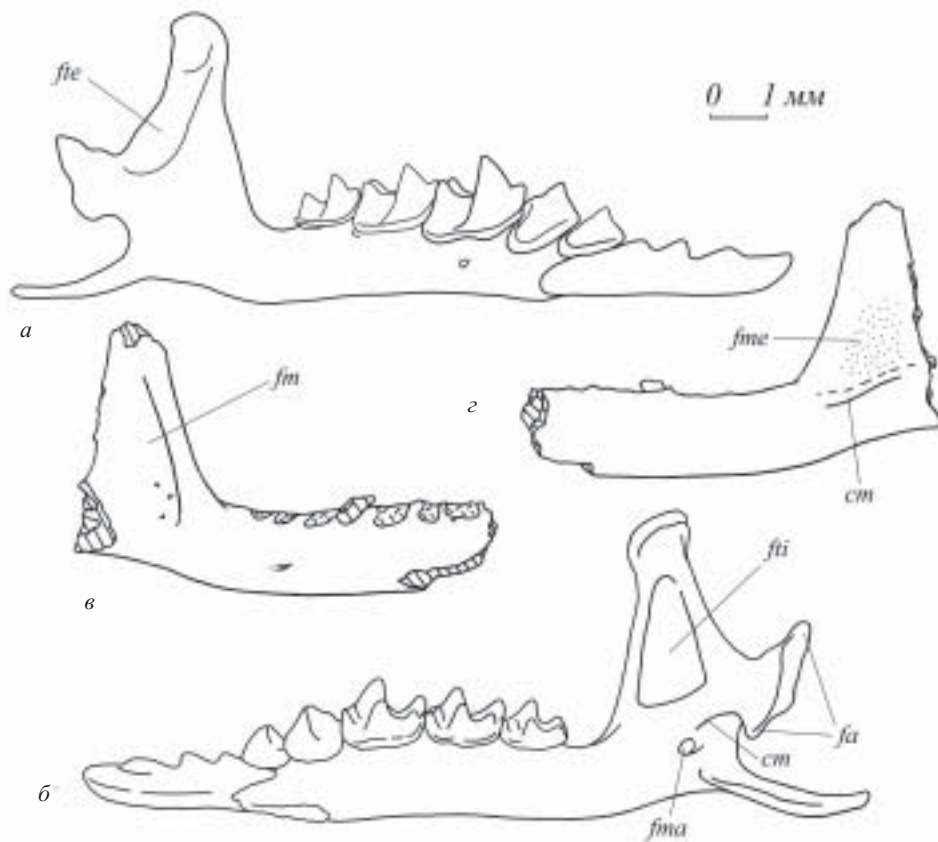


Рис. 3. Сравнение строения восходящей ветви нижней челюсти *Sorex* и *Soricolestes*: а, б — *Sorex araneus* L., 1758, правая нижнечелюстная кость: а — с латеральной стороны, б — с медиальной стороны; колл. ПИН, Республика Коми; современный; в, г — *Soricolestes soricavus* Lopatin, 2002: в, г — экз. ПИН, № 3107/410, фрагмент правой нижнечелюстной кости с венечным отростком: в — с латеральной стороны, г — с медиальной стороны; Монголия, Хайчин-Ула II; средний эоцен, свита хайчин. Обозначения: *cm* — медиальный гребень, *fa* — сочленовные фасетки нижнечелюстного мышцелка, *fm* — массетерная впадина, *fma* — нижнечелюстное отверстие, *fme* — медиальная впадина венечного отростка, *fie* — наружная височная впадина, *fti* — внутренняя височная впадина.

Ашер (Asher, 2005, с. 61) отметил, что отсутствие двойного сочленения нижней челюсти с черепом у *Soricolestes* нельзя обосновать отсутствием карманообразной внутренней впадины и наличием массетерной впадины, так как гетеросорицины рода *Trimylus*, обнаруживающие сходное с *Soricolestes* строение венечного отростка, тем не менее имеют широко разделенные сочленовные фасетки нижнечелюстного мышцелка (Asher, 2005, рис. 5.3В), а у *Domnina* эти фасетки также всегда имеются, хотя и разделены намного слабее. Действительно, гетеросорицины имеют массетерную впадину, а внутренняя височная впадина у них слабая, без карманообразного углубления. Однако у *Soricolestes* массетерная впадина заметно обширнее и глубже, чем у гетеросорицин, тогда как внутренняя височная впадина (медиальная впадина венечного отростка) едва намечена (рис. 3, в, г). Вероятно, и сочленовный мышцелок *Soricolestes* был более примитивного строения, даже по сравнению с мышцелком *Domnina* (Repenning, 1967, с. 8, рис. 2; Asher, 2005, рис. 5.3А).

Еще одним косвенным свидетельством отсутствия хорошо обособленной нижней сочленовной фасетки у *Soricolestes* является отсутствие задней порции медиального гребня, которая у других землероек нависает над нижнечелюстным отверстием и протягивается к сочленовному мыщелку (рис. 3, б), укрепляя структуры, связанные с нижней сочленовной фасеткой. Тем не менее, следует подчеркнуть, что указанные признаки свидетельствуют об отсутствии у *Soricolestes* хорошо развитого двойного черепно-нижнечелюстного сочленения, но при этом наличие зачаточного разделения верхней и нижней сочленовных фасеток нижнечелюстного мыщелка не исключается (см. также Лопатин, 2002).

Обсуждение

Репеннинг (Repenning, 1967) предполагал, что гипотетический предок всех землероек должен иметь следующие признаки нижних зубов и челюсти: 1) формула нижних зубов 1.4.1.3 ($I_1A_1-A_4P_4M_1-M_3$), 2) крупный, прокумбентный нижний резец, 3) нижние антемоляры с одним треугольным бугорком, первый и последний (P_4) — наиболее крупные, компактизация ряда антемоляров слабо выражена, 4) P_4 немольризованный, однобугорковый, с отчетливыми цингулидами, двухкорневой, 5) M_1 с хорошо развитыми тригонидом и талонидом, метаконид и параконид разделены сильнее, чем на M_2 , косой кристид соединен с тригонидом посередине зуба или с метаконидом, энтоконид четко отделен от посткристида и соединен с метаконидом высоким и хорошо развитым энтокрисидом, гипоконулид отсутствует, эктоцингулид мощный, гипофлексид достигает уровня эктоцингулида, 6) M_2 сходен с M_1 , но имеет сильнее сближенные параконид и метаконид, 7) тригонид M_3 как у M_2 , талонид редуцированный, энтоконид соединен с посткристидом, 8) внутренняя височная впадина мощная, но без карманообразного углубления, 9) подбородочное отверстие под P_4 или P_3 , 10) мелкие размеры. В этом перечислении приведены общие для всех известных Репеннингу Soricidae признаки (1–8), в основном, в их наиболее примитивном выражении (1, 3–5, 7, 8), а также даны гипотетические характеристики примитивного состояния отдельных признаков (9, 10).

Soricolestes обладает почти всеми признаками этого гипотетического общего предка землероек (рис. 1–3). Формула нижних зубов (1.5.1.3) отличается от приведенной Репеннингом, но наличие пяти однокорневых антемоляров между передним резцом и P_4 в настоящее время известно также у олигоценовых Crocidosoricinae рода *Srinitium* (Ziegler, 1998). Наличие редуцированного параконида и рудиментарного метаконида на P_4 , отсутствие соединения посткристида с энтоконидом на M_3 и отсутствие хорошо развитого эктоцингулида на P_4-M_3 — признаки, отражающие большую примитивность *Soricolestes* по сравнению с прочими землеройками. В то же время, по строению M_1-M_2 *Soricolestes* в целом настолько близок к более поздним Soricidae, что, если бы были известны только эти зубы, его было бы довольно трудно отличить от некоторых олигоценовых и миоценовых форм.

Итак, строение нижней челюсти и зубов *Soricolestes* позволяет рассматривать этот род как общего предка всех более поздних землероек. *Eosoricodon* очень сходен с *Soricolestes* по строению P_4 , но отличается от него наличием P_1 , слабее редуцированными P_2 и P_3 и наличием на M_1-M_3 четкого гипоконулида, который не преобразован в энтостилид. По строению M^1-M^2 и M_1-M_2 *Eosoricodon* в целом близок к Nyctitheriidae уровня *Saturninia*. Соответственно, *Eosoricodon* рассматривается как особым образом специализированный представитель Nyctitheriidae (выделенный в самостоятельное подсемейство Eosoricodontinae) и не включается в Soricidae. *Eosoricodon* заполняет (по меньшей мере, значительно сокращает) морфологический разрыв между *Soricolestes* и типичными ник-

титеридами и демонстрирует морфологическую основу, на которой могли быть сформированы свойственные землеройкам зубные признаки.

Следует отметить, что *Soricolestes* и *Eosoricodon* были одними из самых мелких насекомоядных в соответствующих ассоциациях млекопитающих. Очевидно, Soricidae как экологическая группа изначально формировались в самом мелком размерном классе насекомоядных. М.В. Зайцев (2005) показал, что современные Soricidae обладают специфическим способом жевания, который он назвал «горизонтальным нарезанием», в отличие от свойственного остальным насекомоядным и плотоядным млекопитающим «вертикального разрезания». Этот уникальный механизм включает захват добычи парой передних (верхних и нижних) резцов, ее фиксацию за счет прокалывания тела жертвы вершинами передних верхних резцов и прижимания к верхним молярам благодаря работе мощного височного мускула и при сохранении подвижности нижней челюсти и расчленение добычи за счет незначительных по силе и размаху мелких движений нижней челюсти в течение продолжительной фазы медленного открытия рта в результате работы жевательного, медиального и латерального крыловидных и двубрюшного мускулов. Нарезание пищи производится мелкими движениями нижней челюсти преимущественно в переднем и заднем направлениях горизонтальной плоскости при едва открытом рте и, по образному выражению Зайцева (2005, с. 142), напоминает процесс «натирания овощей на терке». Этот механизм позволил землеройкам охотиться на крупную (по отношению к их собственным размерам), подвижную добычу, что определило возможность потребления большого количества высококалорийной пищи и достижения высокого уровня метаболизма при сохранении относительно мелких размеров тела и, в конечном итоге, обеспечило эволюционный успех Soricidae.

Можно предположить, что именно формирование этой адаптации привело к выделению предковой для Soricidae группы в недрах Nyctitheriidae. Возможность такой адаптации определило наличие относительно крупного височного мускула, видимо, свойственного некоторым группам никтитериев (*Voltaia minuta* Nessov, 1987, верхний палеоцен Южного Казахстана; Несов, 1987). Этот сценарий согласуется также с гипотезой В.С. Никольского (1983, 1990), согласно которой особенности строения жевательного аппарата землероек могут быть связаны с уплощением черепа в результате адаптации Soricidae к добычанию пищи в полостях лесной листовой подстилки, имеющих вследствие ее постепенного уплотнения вид горизонтальных щелей с низким потолком.

Итак, установленная морфологическая преемственность в последовательности *Eosoricodon* — *Soricolestes* — продвинутые Soricidae позволяет обосновать гипотезу о происхождении землеройковых от эосорикодонтовых никтитериев в раннем эоцене Азии. Основные морфологические преобразования жевательного аппарата на начальном этапе становления группы включали формирование специализированного инструмента захвата в виде увеличенных передних резцов, компактизацию ряда антемоляров, прогрессивную вторичную премоляризацию последних премоляров, развитие эктодиламбдоморфии моляров и преобразование жевательной мускулатуры, начавшееся с уменьшения массивности и усиления внутреннего височного мускула.

В заключение следует отметить, что результаты проведенного морфологического анализа в целом согласуются с теоретическими построениями, основанными на реконструкции тенденций развития комплексов признаков землеройкообразных насекомоядных (Repenning, 1967; Sigé, 1976). Таким образом, открытие сразу двух «недостающих звеньев» в морфогенезе зубной системы Soricidae, позволившее обосновать их происхождение от специализированных Nyctitheriidae, превратило семейство землеройковых из «группы без корней» в модельную группу для реконструкции филогенеза насекомоядных.

Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», гранта Президента РФ МК-726.2004.4, ведущей научной школы НШ-6228.2006.4, грантов РФФИ №№ 04-05-64805 и 05-04-48493, Благотворительного фонда содействия отечественной науке и Американского палеонтологического общества (PalSIRP Sepkoski Grants, 2002–2005 гг.).

Литература

- Гуреев А.А. 1971. Землеройки (Soricidae) фауны мира. Л.: Наука. 254 с.
- Гуреев А.А. 1979. Насекомоядные (Mammalia, Insectivora). Ежи, кроты и землеройки (Eginacidae, Talpidae, Soricidae) // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 4. Вып. 2. Л.: Наука. 503 с.
- Зайцев М.В. 2005. Эколого-морфологические особенности функционирования жевательного аппарата землероек // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 135–145.
- Лопатин А.В. 2002. Древнейшая землеройка (Soricidae, Mammalia) из среднего эоцена Монголии // Палеонтол. журн. № 6. С. 78–87.
- Лопатин А.В. 2005а. Новое землеройкообразное насекомоядное (Soricomorpha, Mammalia) из эоцена Монголии и происхождение землероек (Soricidae) // Докл. АН. Т. 401. № 6. С. 842–844.
- Лопатин А.В. 2005б. Раннепалеогеновые насекомоядные и современная система Lipotyphla // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. М.: ПИН РАН. С. 133–154.
- Лопатин А.В. 2006. Раннепалеогеновые насекомоядные млекопитающие Азии и становление основных групп Insectivora. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: ПИН РАН. 48 с.
- Несов Л.А. 1987. Результаты поисков и исследования меловых и раннепалеогеновых млекопитающих на территории СССР // Ежегодн. Всесоюзн. палеонтол. о-ва. Т. 30. С. 199–218.
- Никольский В.С. 1983. Строение жевательного аппарата землероек (Soricidae) // Зоол. журн. Т. 62. № 7. С. 1077–1086.
- Никольский В.С. 1990. Адаптивные преобразования костно-мышечной системы в эволюции Soricomorpha. Челюстной аппарат // Зоол. журн. Т. 69. № 3. С. 81–90.
- Asher R.J. 2005. Insectivoran-grade placentals // The rise of placental mammals: Origins and relationships of the major extant clades / K.D. Rose, J.D. Archibald (eds.). Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. P. 50–70.
- Asher R.J., McKenna M.C., Emry R.J. et al. 2002. Morphology and relationships of *Apternodus* and other extinct, zalambdodont, placental mammals // Bull. Amer. Mus. Natur. History. No. 273. P. 1–117.
- Butler P.M. 1988. Phylogeny of the insectivores // The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. 2. Mammals / M.J. Benton (ed.). Oxford: Clarendon Press. P. 117–141.
- Dannelid E. 1998. Dental adaptations in shrews // Evolution of shrews / J.M. Wojcik, M. Wolsan (eds.). Bialowieza: Publ. Mammal Research Inst. P. 133–156.
- Green M. 1977. A new species of *Plesiosorex* (Mammalia, Insectivora) from the Miocene of South Dakota // N. Jb. Geol. Paläontol. Monatsh. No. 4. S. 189–198.
- Harris A.H. Fossil history of shrews in North America // Evolution of shrews / J.M. Wójcik, M. Wolsan (eds.). Bialowieza: Publ. Mammal Research Inst. 1998. P. 133–156.
- Krishtalka L., Setoguchi T. 1977. Paleontology and geology of the Badwater Creek area, Central Wyoming. Pt 13. The Late Eocene Insectivora and Dermoptera // Ann. Carnegie Museum. Vol. 46. No. 7. P. 71–99.
- Lopatin A.V. 2006. Early Paleogene insectivore mammals of Asia and establishment of the major groups of Insectivora // Paleontol. Journ. Vol. 40. Suppl. 3. P. S205–S405.
- MacPhee R.D.E., Novacek M.J. 1993. Definition and relationships of Lipotyphla // Mammal phylogeny: placentals / F.S. Szalay, M.J. Novacek, M.C. McKenna (eds.). N.Y.: Springer-Verlag. P. 13–31.
- McKenna M.C., Bell S.K. 1997. Classification of mammals above the species level. N.Y.: Columbia Univ. Press. 631 p.

- Menu H., Sigé B. 1971. Nyctalodontie et myotodontie, importants caracteres de grades evolutifs ches les chiropteres entomophages // C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. D. Vol. 272. P. 1735–1738.
- Repenning C.A. 1967. Subfamilies and genera of the Soricidae // Prof. Pap. US Geol. Surv. No. 565. P. 1–74.
- Reumer J.W.F. 1987. Redefinition of the Soricidae and the Heterosoricidae (Insectivora, Mammalia), with the description of the Crocidosoricinae, a new subfamily of Soricidae // Rev. paleobiol. Vol. 6. No. 2. P. 189–192.
- Reumer J.W.F. 1998. A classification of the fossil and recent shrews // Evolution of shrews / J.M. Wójcik, M. Wolsan (eds.). Białowieża: Publ. Mammal Research Inst. P. 5–22.
- Rzebik-Kowalska B. 1997. The importance of shrews in the stratigraphy of Cenozoic in Europe // Mem. Trav. EPHE, Inst. Montpellier. No. 21. P. 249–259.
- Rzebik-Kowalska B. 1998. Fossil history of shrews in Europe // Evolution of shrews / J.M. Wójcik, M. Wolsan (eds.). Białowieża: Publ. Mammal Research Inst. P. 23–92.
- Saban R. 1958. Insectivora // Traité de paléontologie. T. 6. Vol. 2. Paris: Masson et C^{ie}. P. 822–909.
- Sigé B. 1976. Insectivores primitifs de l'Eocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale. Nyctithériides // Mem. Mus. Nation. Histoire Natur. Sér. C. T. 34. P. 1–140.
- Simpson G.G. 1945. The principles of classification and classification of mammals // Bull. Amer. Mus. Natur. History. Vol. 85. P. 1–350.
- Storch G., Qiu Zh., Zazhigin V.S. 1998. Fossil history of shrews in Asia // Evolution of shrews / J.M. Wójcik, M. Wolsan (eds.). Białowieża: Publ. Mammal Research Inst. P. 93–120.
- Storer J.E. 1984. Mammals of the Swift Current Creek Local Fauna (Eocene: Uintan, Saskatchewan) // Contrib. Saskatchewan Mus. Natur. History. No. 7. P. 1–158.
- Stucky R.K. 1992. Mammalian faunas in North America of Bridgerian to Early Arikareean «ages» (Eocene and Oligocene) // Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution. Princeton: Princeton Univ. Press. P. 464–493.
- Van Valen L. 1967. New Paleocene insectivores and insectivore classification // Bull. Amer. Mus. Natur. History. Vol. 135. No. 5. P. 217–284.
- Viret J. 1946. Sur un nouvel exemplaire de *Plesiosorex soricinoïdes* Blainv. des argiles de Marseille-Saint-André // Eclog. Geol. Helv. Vol. 39. No. 2. P. 314–317.
- Wolsan M., Hutterer R. 1998. A list of the living species of shrews // Evolution of shrews / J.M. Wójcik, M. Wolsan (eds.). Białowieża: Publ. Mammal Research Inst. P. 425–448.
- Wolsan M., Wójcik J.M. 1998. Introduction // Evolution of shrews / J.M. Wójcik, M. Wolsan (eds.). Białowieża: Publ. Mammal Research Inst. P. 1–4.
- Ziegler R. 1998. Marsupialia und Insectivora (Mammalia) aus den oberoligozänen Spaltenfüllungen Herrlingen 8 und Herrlingen 9 bei Ulm (Baden-Württemberg) // Senkenb. lethaea. B. 77. No. 1–2. S. 101–143.