

УДК 569.1:551.762.22(571.1)

## ITATODON TATARINOVII (TEGOTHERIIDAE, MAMMALIA), ДОКОДОНТ ИЗ СРЕДНЕЙ ЮРЫ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ DOCODONTA

© 2006 г. А. О. Аверьянов, А. В. Лопатин

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

e-mail: lepus@zin.ru

Палеонтологический институт РАН

e-mail: alop@paleo.ru

Поступила в редакцию 20.01.2006 г.

Принята к печати 23.03.2006 г.

*Itatodon tatarinovi* Lopatin et Averianov, 2005 известен по двум нижним молярам и фрагменту нижнего моляра из верхней части итатской свиты (батский ярус) Березовского карьера на юге Красноярского края. По наличию псевдоталонида, ограниченного гребнями *a-b*, *b-e*, *e-g* и *a-g*, *Itatodon* относится к эндемичному азиатскому семейству Tegothereiidae. Род характеризуется редукцией гребня *a-b* и мощным лингвальным цингулидом, развитым в большей степени, чем у других докодонтов. Филогенетический анализ Docodonta показывает парафилию Morganucodonta по отношению к докодонтам и независимое развитие псевдоталонида у Tegothereiidae и клады, включающей *Krusatodon*, *Castorocauda*, *Cyrtlatherium* и *Dsungarodon*.

Первый докодонт Азии, *Tegotherium gubini* Tatarinov, 1994 из поздней юры Монголии, был описан 12 лет назад (Татаринов, 1994) и долгое время оставался единственным докодонтом, известным для этой части света. Однако за последние годы наши знания о докодонтах Азии существенно увеличились. Были описаны *Sibirotherium rossicus* Maschenko et al., 2003 из раннего мела Сибири, *Tashkumyrodon desideratus* Martin et Averianov, 2004 из средней юры Киргизии, *Dsungarodon zuoi* Pfretzschner et Martin, 2005 из поздней юры Джунгарии и *Castorocauda lustrasimilis* Ji et al., 2006 из средней юры Внутренней Монголии (Maschenko et al., 2003; Martin, Averianov, 2004; Pfretzschner et al., 2005; Ji et al., 2006). Эти находки последних лет свидетельствуют, что докодонты были довольно обычной и разнообразной группой млекопитающих мезозоя Азии. Данный вывод подтверждает также изучение среднеюрской фауны позвоночных Западной Сибири. Здесь, в слоях итатской свиты батского яруса, вскрываемых разрезом Березовского карьера вблизи с. Никольское на юге Красноярского края, обнаружены остатки не менее двух видов докодонтов (Averianov et al., 2005; Лопатин, Аверьянов, 2005). Меньший по размерам таксон Docodonta indet. представлен фрагментами нижнечелюстных костей без зубов, а более крупный *Itatodon tatarinovi* Lopatin et Averianov, 2005 был описан по изолированному нижнему моляру. В данной работе уточняется интерпретация голотипа *I. tatarinovi*, описывается дополнитель-

ный нижний моляр из Березовского карьера, очевидно принадлежащий этому таксону, и приводятся результаты филогенетического анализа докодонтов, основанного на изучении распределения 29 признаков их зубной системы.

Описываемый и обсуждаемый в работе материал хранится в Палеонтологическом музее Томского государственного университета (ПМ ТГУ), г. Томск, Россия, и Палеонтологическом институте РАН (ПИН), г. Москва, Россия.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №№ 04-04-49637, 04-05-64805, 04-04-49113, CRDF № RUG1-2571-ST-04, гранта Президента РФ МД-255.2003.04 и гранта для ведущих научных школ НШ-1840.2003.4. Авторы благодарны С.В. Лещинскому (ТГУ) за возможность изучить экземпляры ПМ ТГУ, П.Ю. Пархаеву (ПИН) – за помощь в работе на электронном микроскопе. А.О. Аверьянов также благодарен Д. Сигонье-Руссель (Национальный музей естественной истории, Париж), Дж. Хукеру (Музей естественной истории, Лондон), С. Белл (Американский музей естественной истории, Нью-Йорк), В. Джойсу (Музей Пибоди Йельского университета, Нью-Хейвен) и Г.-Д. Зюссу (Музей естественной истории, Смитсоновский институт, Вашингтон) за содействие при изучении материалов по докодонтам и другим мезозойским млекопитающим.

## О Т Р Я Д DOCODONTA

## СЕМЕЙСТВО TEGOTHERIIDAE TATARINOV, 1994

Род *Itatodon Lopatin et Averianov, 2005*

*Itatodon*: Лопатин, Аверьянов, 2005, с. 277.

Типовой вид – *I. tatarinovi* Lopatin et Averianov, 2005; средняя юра Западной Сибири.

Диагноз. Род характеризуется следующей уникальной комбинацией примитивных (–) и продвинутых (+) признаков: (1) имеется псевдоталонид, его бассейн ограничен четкими гребнями *a–b*, *b–e*, *e–g* и *a–g* (+); (2) дополнительный бугорок *ee* отсутствует (–); (3) гребни *a–b* и *a–g* разделяются в основании бугорка *a* (+); (4) задняя часть коронки редуцирована (+); (5) бугорок *c* редуцирован, отсутствует на последнем нижнем моляре (+); (6) имеется полный лингвальный цингулид (+); (7) имеется неполный лабиальный цингулид, доходящий спереди до вырезки между бугорками *a* и *b* (+); (8) кренуляции эмали отсутствуют (–).

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Tegotherium Tatarinov, 1994* отличается признаками 2, 3, 5, 7, от *Tashkumyrodon Martin et Averianov, 2004* – признаками 2–7, а также отсутствием лабиального рудимента гребня *b–g*, от *Sibirotherium Maschenko, Lopatin et Voronkevich, 2003* – признаками 2–8 и лучше развитым гребнем *e–g*.

Замечания. При первоописании *I. tatarinovi* в качестве одной из наиболее ярких отличительных особенностей нового таксона была отмечена существенная редукция дисталингуального бугорка *c*, расположенного позади бугорка *a* (Лопатин, Аверьянов, 2005). Было высказано предположение, что эта особенность может быть связана с задним положением зуба в зубном ряду, однако тогда авторы сочли, что голотип *I. tatarinovi* не может быть самым последним из моляров, исходя из существенной длины его коронки. Находки дополнительного, более переднего нижнего моляра *I. tatarinovi* и полного ряда нижних коренных зубов *Castorocauda* (Ji et al., 2006) показывают, что голотип в действительности является последним нижним моляром, а для более передних моляров характерно нормальное развитие бугорка *c*, занимающего дисталингуальное положение по отношению к бугорку *a*.

Интерпретация задних бугорков на голотипе *I. tatarinovi* представляет определенную сложность. В предыдущей публикации (Лопатин, Аверьянов, 2005) сильно редуцированный зубцевидный бугорок в основании заднего гребня бугорка *a* был интерпретирован как рудимент главного бугорка *c*, а расположенный дистолабиальнее маленький гребневидный бугорок – как бугорок *d*. Эта интерпретация была основана на топографической связи гребня, идущего назад от вершины бугорка *a*, с бугорком *c*. Однако, с другой сторо-

ны, зубец в основании заднего гребня бугорка *a* связан с задним цингулидом и поэтому соответствует бугорку *f*. Скорее всего, на последнем моляре *I. tatarinovi* бугорок *c* полностью отсутствует, как у *Dsungarodon* (Pfretzschner et al., 2005) и, видимо, у *Castorocauda* (Ji et al., 2006). В этом случае бугорок на заднем крае коронки голотипа гомологичен бугорку *f*, а дистолабиальный цингулярный бугорок – бугорку *d*.

Уникальными особенностями итатодона являются редукция гребня *a–b*, при которой этот гребень заканчивается дистально в основании бугорка *a* или *g*, и мощный лингвальный цингулид, развитый в большей степени, чем у других докодонтов.

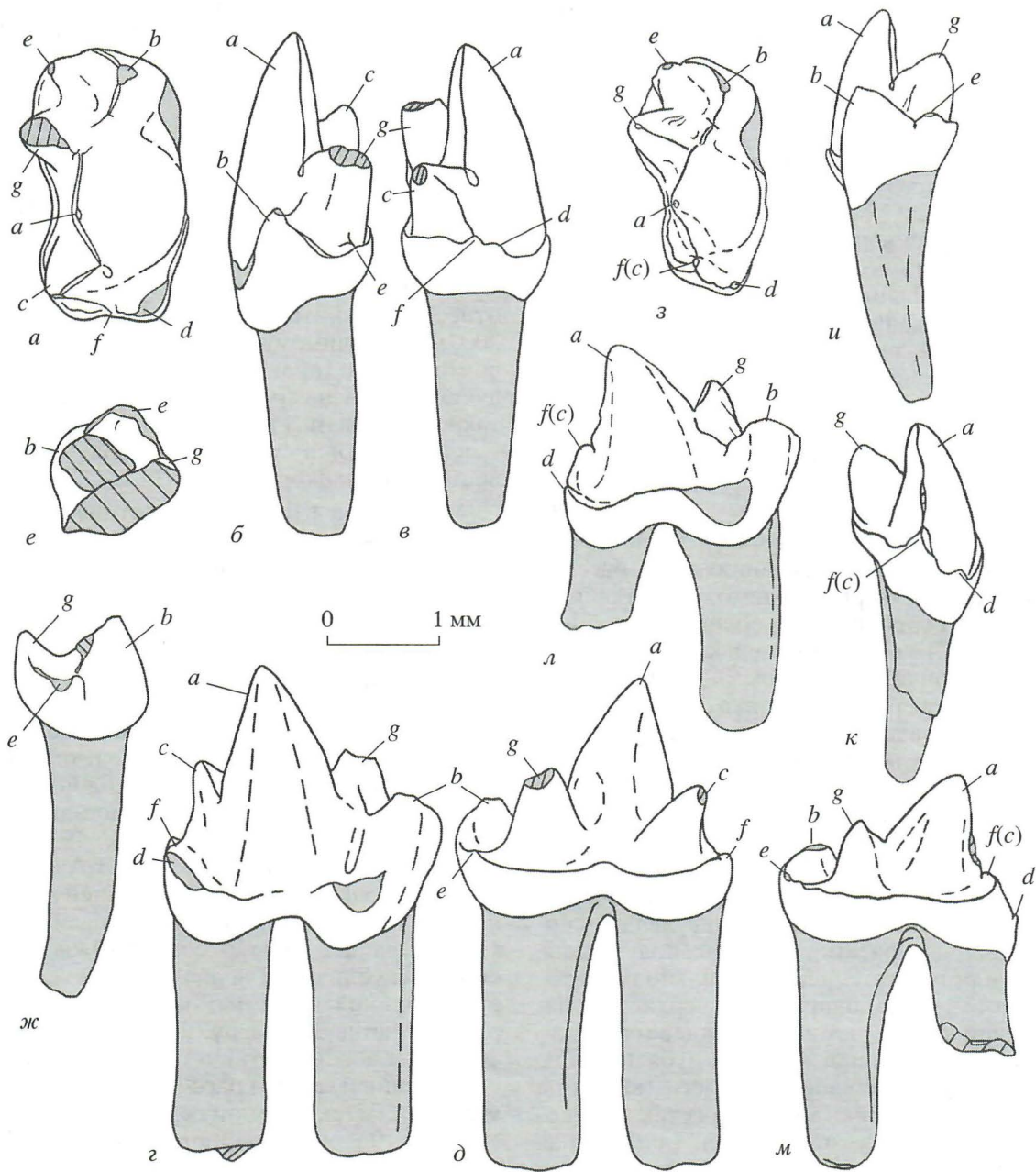
*Itatodon tatarinovi* Lopatin et Averianov, 2005

Табл. VIII, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

*Itatodon tatarinovi*: Лопатин, Аверьянов, 2005, с. 278, рис. 1.

Голотип – ПИН, № 5087/2, изолированный правый последний нижний моляр; Россия, Красноярский край, Шарыповский район, 500 м южнее с. Никольское, Березовский карьер; средняя юра, батский ярус, верхняя часть итатской свиты.

Описание (рис. 1). Длина коронки нижнего моляра экз. ПМ ТГУ, № 200/3-BR-7 (рис. 1, *a–d*) приблизительно в 1.9 раза превышает ее максимальную ширину. Бугорок *a* наиболее крупный и высокий; его основание смещено в заднюю часть коронки. С вершины бугорка *a* вперед спускается острый гребень *a–g*. От основания бугорка *g* вперед и лабиально до вершины бугорка *b* простирается невысокий гребешок, являющийся, очевидно, рудиментом гребня *a–b*. Бугорок *g* расположен впереди и лингвальнее бугорка *a* и составляет примерно половину высоты последнего. Бугорок *b* ниже бугорка *g* и расположен в мезиолабиальном углу коронки. Передняя часть коронки образует псевдоталонид с обширным бассейном, ограниченным гребнями *a–b*, *b–e*, *e–g* и *a–g*. Гребень *b–e* имеет небольшую вырезку в основании бугорка *e*. Бугорок *e* маленький и очень низкий, но вполне индивидуализированный. Гребень *e–g* едва намечен. Гребень *a–c* направлен дисталингуально. Бугорок *c* сравнительно крупный, но уступает бугорку *g* по высоте; его вершина характерно изогнута назад. Гребень *c–f* круто спускается дистолабиально. Бугорок *f* очень маленький, расположен на стыке гребня *c–f* и заднего цингулида. Немного лабиальнее бугорка *f* расположен рудиментарный бугорок *d*, представляющий собой небольшое возвышение заднего цингулида. Имеются отчетливый лингвальный цингулид, соединяющий основания бугорков *e* и *f*, а также лабиальный цингулид, протягивающийся от бугорка *d* вперед до основания бугорка *b*. В передней части лабиального цингулида расположена обширная боковая фасетка стирания, аналогичная таковой



**Рис. 1.** *Itatodon tatarinovi* Lopatin et Averianov, 2005: *a–д* – экз. ПМ ТГУ, № 200/3-BR-7, правый нижний моляр: *a* – с окклюзионной стороны, *б* – с передней стороны, *в* – с задней стороны, *г* – с лабиальной стороны, *д* – с лингвальной стороны; *е, ж* – экз. ПМ ТГУ, № 200/5-BR-1, фрагмент левого нижнего моляра: *е* – с окклюзионной стороны, *ж* – с передней стороны; *з–м* – голотип ПИН, № 5087/2, правый последний нижний моляр: *з* – с окклюзионной стороны, *и* – с передней стороны, *к* – с задней стороны, *л* – с лабиальной стороны, *м* – с лингвальной стороны. Обозначения: *a, b, c, d, e, f, g* – соответствующие бугорки, *f(c)* – дистальный бугорок неясной гомологии (*f* или, менее вероятно, *c*).

на голотипе (см. далее), но несколько меньшая по размерам. Эта фасетка связана, очевидно, с сильным развитием бугорка *C* на окклюдирующем верхнем моляре. В задней части лабиального цингулида имеется еще одна, более мелкая, фасетка, оставленная стиранием о бугорок *A*. Эмаль коронки гладкая, без кренуляций. Зуб имеет два сравнительно тонких и длинных корня одинако-

вой высоты и слабо расширенных в основании. Передний корень немного длиннее (спереди назад) заднего. Как и на голотипе, на задней стороне переднего корня и на передней стороне заднего корня имеется продольный желобок, очевидно, связанный с вертикальным выростом на межальвеолярной костной стенке. Такое дополнительное сочленение корня зуба и зубной кости

отмечено первым автором для *Doscodon* из поздней юры Северной Америки и, возможно, было характерно также для других докодонтов.

Последний нижний моляр (голотип, рис. 1, з–м) вытянут в длину (отношение длины к ширине 1.75). Бугорок *a* крупный, его основание расположено в задней части коронки, вершина несколько отклонена назад. С вершины бугорка *a* вперед спускается острый выпуклый гребень, разделяющийся в основании этого бугорка на гребни *a–b* и *a–g*. Гребень *a–g* выше гребня *a–b* и образует вырезку между основаниями бугорков *a* и *g*. Бугорок *g* островершинный, примерно вдвое ниже бугорка *a*, расположен впереди и лингвальнее бугорка *a*. Бугорок *b* несколько ниже бугорка *g*, с притупленной вершиной, расположен впереди и немного лабиальнее бугорка *a*. Передняя часть коронки образует псевдоталонид с обширным бассейном, ограниченными гребнями *a–b*, *b–e*, *e–g* и *a–g*. На мезиолабиальном склоне бугорка *g* имеются два коротких гребешка, спускающихся в бассейн псевдоталонида, которые, видимо, представляют собой рудимент гребня *b–g*. Гребень *b–e* с небольшой вырезкой. Бугорок *e* маленький, но четкий. Гребень *e–g* тонкий и низкий. Задний гребень, спускающийся с вершины бугорка *a*, почти вертикальный. В основании задней части бугорка *a*, в пределах заднего цингулида, находится маленький бугорок, цингулидным гребнем связанный с едва намеченным дистолабиальным бугорком *d*. Имеются полный лингвальный цингулид, а также лабиальный цингулид, протягивающийся от бугорка *d* вперед до вырезки между бугорками *a* и *b*. В передней части лабиального цингулида расположена обширная фасетка стирания, полученная, очевидно, в результате действия сильно развитого бугорка *c* на окклюдирующем верхнем моляре. Передний корень немного длиннее (спереди–назад) заднего. Корни и коронка зуба немного изогнуты во фронтальной плоскости (выпуклы лабиально). Для коронки характерна также некоторая “односторонняя гипсодонтия” (лабиальная часть коронки выше лингвальной), выраженная в несколько большей степени, чем на экз. ПМ ТГУ, № 200/3-BR-7.

В материале имеется также передний фрагмент левого нижнего моляра ПМ ТГУ, № 200/5-BR-1 (рис. 1, *e*, *ж*) с фрагментарным псевдоталонидом (в частности, сохранилось только основание бугорка *g*). Бугорок *e* и гребень *e–g* затронуты стиранием в большей степени, чем на вышеописанных экземплярах.

Размеры в мм: нижний моляр (экз. ПМ ТГУ, № 200/3-BR-7): длина коронки – 2.6, максимальная ширина коронки – 1.4, высота коронки по лабиальной стороне бугра *a* – 2.25, высота переднего корня по передней стороне – 2.5; последний нижний моляр (голотип): длина коронки – 2.1,

максимальная ширина коронки – 1.2, высота коронки по лабиальной стороне бугра *a* – 1.6, высота переднего корня по передней стороне – 2.0.

З а м е ч а н и я. Длина голотипа составляет 81% от длины экз. ПМ ТГУ, № 200/3-BR-7, тогда как на челюсти *Castorocauda lutrasimilis* последний нижний моляр составляет 95% от длины наиболее крупного нижнего моляра (Ji et al., 2006, рис. 2). С другой стороны, изолированный последний нижний моляр *Dsungarodon zoui* составляет 86% от длины изолированного более переднего моляра, отнесенного к этому таксону (Pfretzschner et al., 2005). По-видимому, для разных таксонов докодонтов была характерна различная степень редукции последнего нижнего моляра. Возможно также, что размах индивидуальной и половой изменчивости был существенно больше, чем у современных млекопитающих.

М а т е р и а л. Помимо голотипа, из типового местонахождения в коллекции ПМ ТГУ изолированный правый нижний моляр (№ 200/3-BR-7) и фрагмент (псевдоталонид) левого нижнего моляра (№ 200/5-BR-1).

#### ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Для определения филогенетического положения *Itatodon* мы провели филогенетический анализ всех известных таксонов докодонтов, а также наиболее полно известных представителей *Morganucodonta* (*Morganucodon* Kuhne, 1949 из рэта – ранней юры Евразии и Северной Америки, *Dinotherium* Jenkins et al., 1983 из ранней юры Аризоны, США, и *Megazostrodon* Strompton et Jenkins, 1968 из ранней юры Лесото и Южно-Африканской Республики). Для анализа взяты характеристики зубной системы, как использовавшиеся ранее (Martin, Averianov, 2004; Pfretzschner et al., 2005; Ji et al., 2006), так и оригинальные. В качестве внешней группы рассмотрены наиболее примитивное млекопитающее *Sinoconodon* Patterson et Olson, 1961 из ранней юры провинции Юннань, Китай, и *Morganucodon*. Анализировалось распределение следующих признаков:

1. Последний верхний премоляр длиннее или примерно равен по длине  $M^1$  (0), существенно короче  $M^1$  (1).
2. Отношение ширины к лабиальной длине верхних моляров меньше 0.6 (0), 0.6–1.0 (1), больше 1.0 (2).
3. Триангулярность взаимоположения главных бугорков верхних моляров отсутствует (0), имеется (1).
4. Верхние моляры с двумя (0) или с тремя (1) корнями.
5. Верхние моляры без сужения в центральной части (0), с небольшим сужением, 0.7–0.9 от лабиальной длины коронки (1), со значительным

сужением, меньше 0.7 от лабиальной длины коронки (2).

6. На верхних молярах бугорок *X* отсутствует (0), имеется (1).

7. На лабиальной стороне бугорка *X* фасетка стирания отсутствует (0), имеется (1).

8. На верхних молярах бугорок *Y* отсутствует (0), имеется (1). Среди изолированных верхних моляров, относимых к *Woutersia Sigogneau-Russell*, 1983 из рэта Франции, имеются зубы, похожие на моляры *Megazostrodon*, с небольшой триангулярностью (*Sigogneau-Russell*, *Hahn*, 1995, рис. 1A, 3B), зубы с немного расширенной поперечно коронкой и зачаточным сужением в центральной части (*Sigogneau-Russell*, *Hahn*, 1995, рис. 5A–5D) и зубы с существенно более расширенной коронкой и одним-двумя лингвальными бугорками (*X* и *Y*; *Sigogneau-Russell*, *Hahn*, 1995, рис. 7, 8). Данная изменчивость интерпретируется здесь как морфологический градиент от передних к задним зубам в пределах зубного ряда одного или двух близких таксонов. Соответственно, *Woutersia* кодируется полиморфным состоянием для признаков 2–5. Информация о верхних молярах *Sibirotherium* основана на новых неописанных материалах ПМ ТГУ из нижнего мела Западной Сибири.

9. На верхних молярах бугорок *Z* отсутствует (0), имеется (1).

10. На верхних молярах гребень *A–X* отсутствует (0), имеется, хотя бы частичный (1).

11. Нижний клык однокорневой (0), двухкорневой (1). Крупный двухкорневой клык из бата Англии (*Sigogneau-Russell*, 2003, рис. 6B), отнесенный в первоописании к *Peraiosynodon major Sigogneau-Russell*, 2003, здесь отнесен к *Krusatodon kirtlingtonensis Sigogneau-Russell*, 2003 из того же местонахождения (о синонимии этих таксонов см. *Averianov*, 2004). Этот клык был первоначально определен как верхний. Поскольку нельзя исключить его принадлежность нижней челюсти и в виду того, что для докодонтот неизвестен полиморфизм по числу корней клыков, *Krusatodon* кодируется продвинутым состоянием данного признака.

12. Число нижних премоляров: два (0), три-четыре (1), пять-шесть (2). Для *Boreolestes Waldman et Savage*, 1972 из бата Шотландии число нижних премоляров точно неизвестно (*Waldman, Savage*, 1972). Однако маленькие размеры первого из трех сохранившихся премоляров позволяют предположить, что этот зуб является  $P_1$ , и у данного таксона было три нижних премоляра, как у *Haldanodon Kuhne et Krusat*, 1972 из кимериджа Португалии (*Krusat*, 1980).

13. Последний нижний премоляр длиннее или примерно равен по длине  $M_1$  (0), существенно короче  $M_1$  (1).

14. На нижних молярах бугорок *b* небольшой, сближен с бугорком *a* (0), существенно крупнее, отделен от бугорка *a* широкой вырезкой (1).

15. На нижних молярах бугорок *c* расположен позади бугорка *a* (0), сзади и лингвально от бугорка *a* (1).

16. На нижних молярах бугорок *g* отсутствует (0), небольшой (1), крупный, почти равен бугорку *c* по высоте (2).

17. На нижних молярах лингвальный цингулид в основании бугорков *g* и *c* отсутствует, либо *g* является цингулидным бугорком (0), лингвальный цингулид имеется (1).

18. На нижних молярах бугорок *e* отсутствует (0), имеется (1).

19. На нижних молярах мезиолингвальный цингулид, направленный назад от бугорка *e*, не достигает бугорка *g* (0), достигает по крайней мере основания бугорка *g* (1), отсутствует или ограничен передним краем коронки зуба (2).

20. На нижних молярах бугорок *f* отсутствует (0), имеется (1). У *Itatodon* бугорок *f* заметно редуцирован, но все-таки различим на экз. ПМ ТГУ, № 200/3-BR-7.

21. На нижних молярах псевдоталонид отсутствует (0), имеется, его бассейн окаймлен с мезиолингвальной стороны гребнем *b–g* (1), имеется, окаймлен с мезиолингвальной стороны гребнем *e–g* (2).

22. На нижних молярах гребень *a–g* отсутствует (0), имеется (1).

23. На нижних молярах гребень *b–e* отсутствует (0), имеется (1).

24. На нижних молярах гребень *b–g* отсутствует (0), имеется (1). У *Itatodon* на экз. ПМ ТГУ, № 200/3-BR-7 имеется гребень, идущий от бугорка *b* до основания бугорка *g* (рис. 1, *a*). Однако наличие на голотипе заднего продолжения этого гребня, направленного к основанию бугорка *a*, свидетельствует, что этот гребень является рудиментом гребня *a–b*, а не гребнем *b–g*, имеющимся у некоторых других докодонтот. В пользу указанной гомологии обсуждаемого гребня свидетельствует также то обстоятельство, что у *Itatodon* он образует дистолабиальную, а не мезиолингвальную стенку бассейна псевдоталонида. Поэтому *Itatodon* кодируется здесь примитивным состоянием данного признака.

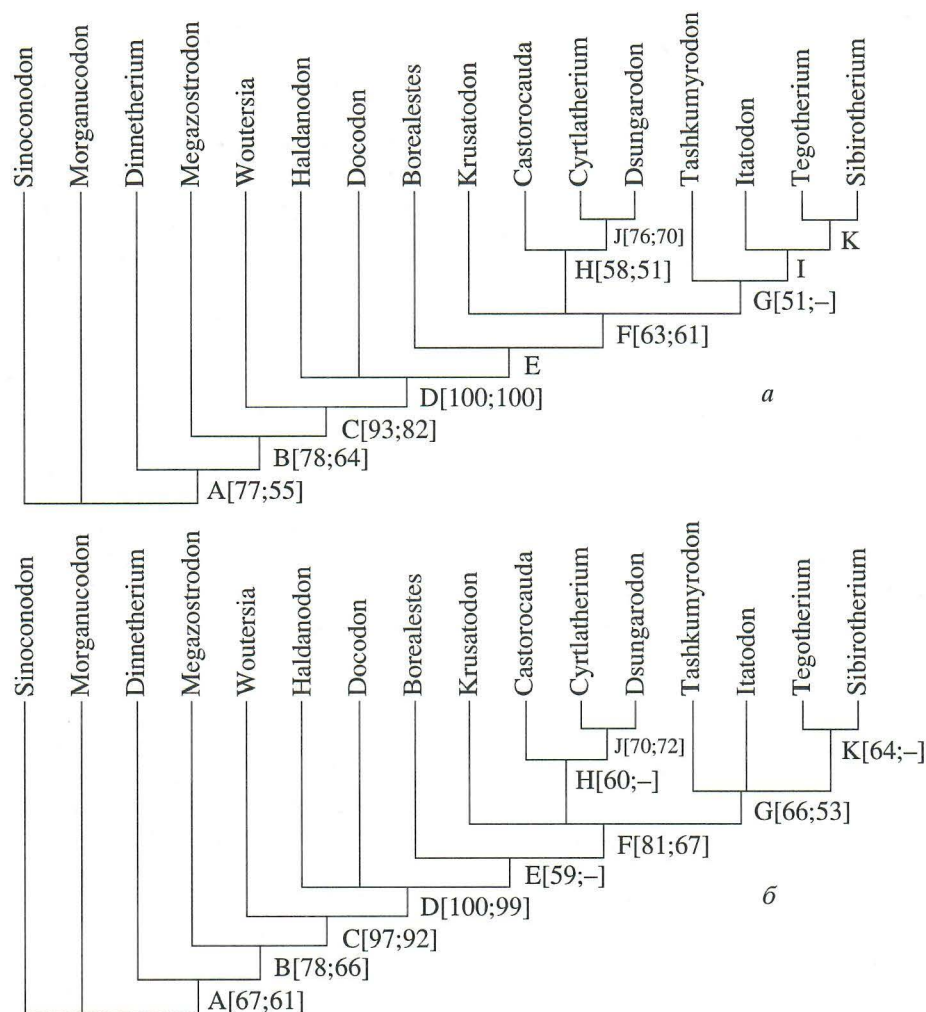
25. На нижних молярах гребень *a–d* отсутствует (0), неполный (1), полный (2).

26. На нижних молярах гребень *c–d* отсутствует (0), имеется (1).

27. Характер сцепления соседних нижних моляров: бугорок *d* предшествующего зуба помещается между бугорками *b* и *e* последующего зуба (0), бугорок *e* последующего зуба помещается между бугорками *d* и *f* предыдущего зуба (1), бугорок *b*

Таблица 1. Таксон-признаковая матрица Docodonta и некоторых Morganucodonta

Таксоны	Признаки																												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
Sinocodon	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Morganucodon	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Dinnetherium	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Megazostrodon	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Woutersia	?	?	1	0	1	?	0	?	0	?	?	?	?	0	1	?	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0
Borealestes	?	2	1	1	2	1	1	1	0	1	?	1	1	0	1	1	?	1	1	1	1	0	?	1	1	?	1	?	0
Haldanodon	1	2	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	?	1	1	1	0	?	0	1	1	2	1	0
Docodon	1	2	1	1	2	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1	2	1	2	?	1
Cyrtlatherium	?	?	1	1	?	1	1	1	0	1	?	?	1	1	1	2	?	0	2	0	1	1	1	1	2	0	1	?	1
Dsungarodon	?	2	1	1	2	1	1	1	0	1	?	?	?	1	1	2	0	0	2	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Krusatodon	?	?	1	1	2	1	1	1	1	1	1	?	?	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	?	1
Castorocauda	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	2	1	1	1	?	0	1	2	1	1	1	1	1	2	0	0	1	0
Itatodon	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	2	1	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	0
Tashkumyrodon	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	2	0	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	?	0
Tegotherium	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	0	2	0	1	?	0
Sibirotherium	?	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	?	1	1	1	2	1	1	0	2	0	1	?	0



**Рис. 2.** Гипотезы о филогенетических связях докодонтов: *a* – строго согласованное древо трех наиболее экономных древ, полученных в результате анализа таксон-признаковой матрицы (табл. 1) с кодированием всех признаков как неордированные; *б* – строго согласованное древо пяти наиболее экономных древ, полученное в результате анализа таксон-признаковой матрицы с кодированием признаков с несколькими состояниями как ордированные (первая цифра при узлах показывает процент “bootstrap”-поддержки, вторая – процент “jackknife”-поддержки для узлов).

последующего зуба налегает на бугорок *d* предшествующего зуба (2). В отличие от матрицы Цзи с соавторами (Ji et al., 2006), *Megazostrodon* и *Woutersia* кодированы здесь примитивным состоянием, а *Tashkumyrodon* и *Dsungarodon* – продвинутым (1) состоянием данного признака.

28. На последнем нижнем моляре бугорок *c* развит примерно как на предыдущих молярах (0), сильно редуцирован или отсутствует (1).

29. Складчатость эмали (кренуляции) на коренных зубах отсутствует или слабая (0), сильно развита (1).

С помощью компьютерной программы RAUP 4.0b10 проведено два анализа таксон-признаковой матрицы, представленной в табл. 1. В первом анализе признаки с несколькими состояниями (признаки 2, 5, 12, 16, 19, 21, 25 и 27) кодировались как неордированные. При алгоритме поиска

“branch and bound” обнаружено три наиболее экономных древа длиной 50 шагов (CI = 0.720, HI = 0.280, RI = 0.870, RC = 0.627). Строго согласованное древо показывает значительное разрешение (рис. 2, *a*). На этой кладограмме для узлов E, I и K “bootstrap”-поддержка меньше 50% и для узлов E, G, I и K “jackknife”-поддержка меньше 50%. Во втором анализе признаки с несколькими состояниями кодировались как ордированные. При алгоритме поиска “branch and bound” обнаружено пять наиболее экономных древ длиной 53 шага (CI = 0.698, HI = 0.302, RI = 0.871, RC = 0.608). Согласованное древо близко по топологии согласованному древу из предыдущего анализа, но *Itatodon* образует политомию в узле G вместе с *Tashkumyrodon* и кладой *Tegootherium* + *Sibirotherium* (рис. 2, *б*). В этом анализе “bootstrap”-поддержка больше 50% для всех узлов, а “jackknife”-под-

держка меньше 50% для узлов E, H и I. В первом анализе перевзвешивание признаков по значению индекса RC не меняет топологию согласованного древа.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный анализ показывает парафилию *Morganucodonta* по отношению к *Docodonta*, что совпадает с классическими представлениями о происхождении докодонтов от морганукодонтов (Kühne, 1950; Patterson, 1956; Crompton, Jenkins, 1968; Crompton, 1974; Averianov, 2002). Морганукодонтов и докодонтов объединяет уникальное плезиоморфное строение нижней челюсти с желобом для постдентарных костей и псевдангулярным отростком и наличие бугорка *g* (“кюнеокона”) на нижних молярах [не развит у *Dinnetherium*] (Averianov, 2002; Kielan-Jaworowska et al., 2004; Averianov et al., 2005). *Dinnetherium* и *Megazostrodon* относятся вместе с *Woutersia* и *Docodonta* к одной кладе A (рис. 2, *a*), которая характеризуется укороченными последними премолярами (признаки 1[1] и 13[1]). Для следующей клады (B: *Megazostrodon*, *Woutersia* и *Docodonta*) характерна триангулярность положения главных бугорков верхних моляров (признак 3[1]).

Для клады C (*Woutersia* и *Docodonta*) общими признаками являются поперечно расширенные верхние моляры с сужением в центральной части, лингвальными бугорками X и Y и поперечным гребнем между лабиальными и лингвальными бугорками (признаки 2[1, 2], 5[1, 2], 6[1], 8[1] и 10[1]; они отчетливо выражены на предположительно задних молярах *Woutersia*, тогда как передние зубы этого животного типично “морганукодонтного” облика), а также смещение бугорка *c* к лингвальному краю коронки и связь бугорка *g* с бугорком *e* посредством мезиолингвального цингулида (признаки 15[1] и 19[1]). *Woutersia* при первоописании была отнесена к *Kuehneotheriidae* (Sigogneau-Russell, 1983). Позднее этот таксон был выделен в монотипическое семейство среди “симметродонтов”, причем был отмечен “определенный параллелизм” в строении зубов этой формы и докодонтов и высказано предположение, что докодонты могут происходить от ранних *Theria sensu lato* [=“*Holotheria*”, см. Luo et al., 2002 о нежелательности употребления последнего термина] (Sigogneau-Russell, Hahn, 1995, с. 245). Впоследствии Батлер (Butler, 1997) отнес *Woutersia* к *Docodonta* и поддержал гипотезу о происхождении докодонтов от форм с триангулярными молярами (см. также Averianov, 2002; Martin, Averianov, 2004). В последней сводке по мезозойским млекопитающим *Woutersia* по-прежнему числится среди “симметродонтов” (Kielan-Jaworowska et al., 2004). Мы считаем, что сходство *Woutersia* с *Kuehneotherium* Kermack et al., 1968 из позднего триаса Европы и

Гренландии конвергентно и неполно: у первого таксона бугорок *b* расположен спереди от центрального бугорка *a*, тогда как у кюнеотерия этот бугорок расположен спереди и лингвально от центрального бугорка. Расположение главных бугорков на нижних молярах *Kuehneotherium* можно характеризовать как “триангулярное”, тогда как у *Woutersia* только как “полутриангулярное”. Подобная “полутриангулярность” нижних моляров сохранилась впоследствии у всех докодонтов: у них бугорок *b* расположен всегда спереди от бугорка *a* и никогда не смещается к лингвальному краю коронки. Этот признак можно рассматривать как важнейшую синапоморфию клады *Woutersia* + *Docodonta*. Соответственно, нет никаких оснований относить *Woutersia* к “симметродонтам”: лингвальное смещение бугорка *c* на нижних молярах происходило независимо в линиях *Morganucodonta*–*Docodonta* и *Theria sensu lato*.

Собственно докодонты (отряд *Docodonta*) образуют кладу D, для которой характерно дальнейшее поперечное расширение коронок верхних моляров с отчетливым сужением в центральной части (признаки 2[2] и 5[2]), появление третьего (лингвального) корня на верхних молярах (признак 4[1]), появление фасетки стирания на лабиальной стороне бугорка X (признак 7[1]), развитие заметного бугорка *f* в задней части коронки нижних моляров (признак 20[1], бугорок *f* имеется также у *Morganucodon* и вторично редуцирован у *Dsungarodon* и *Cyrtlatherium*), появление добавочных гребней на нижних молярах: *a*–*g* (признак 22[1], слабо развит или отсутствует у *Borealestes* и *Haldanodon*), *b*–*g* (признак 24[1], вторично редуцирован в кладе I) и *c*–*d* (признак 26[1], вторично исчез в кладе G, у *Sibirotherium* и *Tegotherium*). Для докодонтов также характерен двухкорневой нижний клык (признак 11[1]; состояние этого признака неизвестно для *Woutersia*). Возможно, для всех докодонтов была характерна редукция бугорка *c* на последнем нижнем моляре (признак 28[1]), но распределение этого признака пока плохо известно. Докодонты резко отличаются от морганукодонтов по способу сцепления нижних моляров между собой: у морганукодонтид выступающий назад бугорок *d* помещается в выемке между передними бугорками *b* и *e* последующего зуба, тогда как у большинства докодонтов, наоборот, выступающий вперед бугорок *e* помещается в выемке между бугорками *d* и *f* предшествующего зуба (признак 27[1]; примитивное состояние сохраняется у *Castorocauda*; у *Haldanodon* и *Docodon* передний бугорок *b* налегает на бугорок *d* предшествующего зуба, состояние признака 27[2]).

Среди докодонтов различаются плезиоморфные таксоны *Borealestes*, *Haldanodon* и *Docodon* Marsh, 1881 из кимериджа США и, возможно, берриаса Англии – без псевдоталонида и с небольшими бугорками *b* и *g* – и клада F, объединяющая



таксоны с псевдоталонидом и крупными бугорками *b* и *g* (признаки 21[1], 14[1] и 16[2]). Важной синапоморфией для клады F может быть увеличение числа нижних премоляров до пяти–шести (признак 12[2]), но количество премоляров известно пока далеко не для всех таксонов. *Vorealestes* немного более продвинут, чем *Haldanodon* и *Docodon*, по наличию гребня *b–e* (признак 23[1]; клада E).

Внутри клады F выделяются две субклады: G и H. Клада H объединяет *Castorocauda* Ji et al., 2006 из средней юры Внутренней Монголии, *Cyrtlatherium* Freeman, 1979 [= *Simpsonodon* Kermack et al., 1987; о синонимии этих таксонов см. Sigogneau-Russell, 2001; Averianov, 2004] из бата Англии и *Dsungarodon* Pfretzschner et Martin, 2005 из бата Джунгарии по редукции мезиолингвального цингулида при бугорке *e* (признак 19[2], независимо развился также у *Docodon*) и гребня *c–d* (признак 26[0], данная реверсия также характерна для *Tegotherium* и *Sibirotherium*). Роды *Cyrtlatherium* и *Dsungarodon* также дополнительно объединяются (клада J) по редукции бугорков *e* и *f* на нижних молярах. В данном анализе эти признаки рассматриваются как реверсии (18[0] и 20[0]). Клада G объединяет “азиадокодонт” *Tashkumyrodon*, *Itatodon*, *Tegotherium* и *Sibirotherium* (семейство *Tegotheriidae*). Она характеризуется особым строением псевдоталонида, мезиолингвальный угол которого окаймлен гребнем *e–g*, а не гребнем *b–g*, как у других докодонтов с псевдоталонидом (признаки 21[2] и 24[0]). То, что гребень *b–g* действительно вторично редуцируется у “азиадокодонтов”, подтверждается наличием его рудимента у *Tashkumyrodon*. Невысокий уровень статистической поддержки клады “азиадокодонтов” (“bootstrap”, “jackknife”) объясняется, очевидно, плохой изученностью входящих в нее таксонов.

Внутри “азиадокодонтов” выделяются клады I (*Itatodon*, *Tegotherium* и *Sibirotherium*) и K (*Tegotherium* и *Sibirotherium*), характеризующиеся соответственно развитием лингвального цингулида на нижних молярах (17[1]) и редукцией гребня *c–d* (26[0]).

Выдвинутая в данной работе гипотеза филогении докодонтов позволяет высказать некоторые предположения об эволюционной истории этой группы. Очевидно, что не было базальной дихотомии отряда на два ствола “*Eudocodonta*” (Евроамерика) и “*Asiadocodonta*” (Азия), как это предполагалось ранее (Martin, Averianov, 2004). Клада “азиадокодонтов” развилась из группы докодонтов с псевдоталонидом (клада F на рис. 2). Очевидно, что развитие псевдоталонида происходило независимо у “азиадокодонтов” и в кладе H + *Krusatodon*, поскольку строение псевдоталонида у них структурно принципиально различное (признаки 21[2] и 21[1] соответственно). Возможно,

становление всей клады F связано с Азией, а ее представители *Krusatodon* и *Cyrtlatherium* в среднеюрской фауне Англии являются азиатскими мигрантами (другим таким мигрантом, очевидно, было псевдотрибосфеническое млекопитающее *Shuotherium* Chow et Rich, 1982, известное из поздней юры провинции Сычуань, Китай, и бата Англии, см. Chow, Rich, 1982; Sigogneau-Russell, 1998; Wang et al., 1998). Таким образом, прогрессивное развитие докодонтов может быть связано исключительно с Азией, тогда как в Европе и Северной Америке получили развитие сравнительно плезиоморфные таксоны *Vorealestes*, *Haldanodon* и *Docodon*. Недавние находки докодонтов в Индии (Prasad, Manhas, 2001; Datta, 2005) свидетельствует, однако, что мы пока еще мало знаем о филогении и биогеографии этой группы.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Lopatina A.V., Averianov A.O. Новый докодонт (*Docodonta*, Mammalia) из средней юры Сибири // Докл. АН. 2005. Т. 405. № 2. С. 277–279.
- Татаринов Л.П. О необычном зубе млекопитающего из юры Монголии // Палеонтол. журн. 1994. № 2. С. 97–105.
- Averianov A.O. Early Cretaceous “symmetrodont” mammal *Gobiotheriodon* from Mongolia and the classification of “Symmetrodonta” // Acta Palaeontol. Pol. 2002. V. 47. № 4. P. 705–716.
- Averianov A.O. Interpretation of the Early Cretaceous mammal *Peraiocynodon* (*Docodonta*) and taxonomy of some British Mesozoic docodonts // Russ. J. Theriol. 2004. V. 3. № 1. P. 1–4.
- Averianov A.O., Lopatina A.V., Skutschas P.P. et al. Discovery of Middle Jurassic Mammals from Siberia // Acta Palaeontol. Pol. 2005. V. 50. № 4. P. 789–797.
- Butler P.M. An alternative hypothesis on the origin of docodont molar teeth // J. Vertebr. Paleontol. 1997. V. 17. № 2. P. 435–439.
- Chow M.-C., Rich T.H.V. *Shuotherium dongi*, n. gen. and n. sp., a therian with pseudo-tribosphenic molars from the Jurassic of Sichuan, China // Austral. Mammal. 1982. V. 5. P. 127–142.
- Crompton A.W. The dentitions and relationships of the southern African Triassic mammals *Erythrotherium paringtoni* and *Megazostrodon rudnerae* // Bull. Brit. Museum (Natur. History). Geol. 1974. V. 24. P. 397–437.
- Crompton A.W., Jenkins F.A. Molar occlusion in Late Triassic mammals // Biol. Rev. 1968. V. 43. № 4. P. 427–458.
- Datta P.M. Earliest mammal with transversely expanded upper molar from the Late Triassic (Carnian) Tiki Formation, South Rewa Gondwana Basin, India // J. Vertebr. Paleontol. 2005. V. 25. № 1. P. 200–207.
- Ji Q., Luo Z.-X., Yuan C.-X., Tabrum A.R. A swimming mammaliaform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals // Science. 2006. V. 311. № 5764. P. 1123–1127.
- Kielan-Jaworowska Z., Cifelli R.L., Luo Z.-X. Mammals from the age of dinosaurs: origins, evolution, and structure. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2004. 630 p.

- Krusat G.* Contribuição para o conhecimento da fauna do Kimmeridgiano da mina de lignito Guimarães (Leiria, Portugal). Pt IV. *Haldanodon exspectatus* Kuhne & Krusat 1972 (Mammalia, Docodonta) // Mem. Serv. Geol. Portugal. 1980. V. 27. P. 1–79.
- Kühne W.G.* A symmetrodont tooth from the Rhaeto-Liass // Nature. 1950. V. 166. № 4225. P. 696–697.
- Luo Z.-X., Kielan-Jaworowska Z., Cifelli R.L.* In quest for a phylogeny of Mesozoic mammals // Acta Palaeontol. Pol. 2002. V. 47. № 1. P. 1–78.
- Martin T., Averianov A.O.* A new docodont (Mammalia) from the Middle Jurassic of Kyrgyzstan, Central Asia // J. Vertebr. Paleontol. 2004. V. 24. № 1. P. 195–201.
- Maschenko E.N., Lopatin A.V., Voronkevich A.V.* A new genus of the tegotheriid docodonts (Docodonta, Tegotheriidae) from the Early Cretaceous of West Siberia // Russ. J. Theriol. 2003. V. 1. № 2. P. 75–81.
- Patterson B.* Early Cretaceous mammals and the evolution of mammalian molar teeth // Fieldiana. Geol. 1956. V. 13. № 1. P. 1–105.
- Pfretzschner H.-U., Martin T., Maisch M.W. et al.* A new docodont mammal from the Late Jurassic of the Junggar Basin in Northwest China // Acta Palaeontol. Pol. 2005. V. 50. № 4. P. 799–808.
- Prasad G.V.R., Manhas B.K.* First docodont mammals of Laurasian affinity from India // Curr. Sci. 2001. V. 81. № 9. P. 1235–1238.
- Sigogneau-Russell D.* A new therian mammal from the Rhaetic locality of Saint-Nicolas-de-Port (France) // Zool. J. Linn. Soc. 1983. V. 78. P. 175–186.
- Sigogneau-Russell D.* Discovery of a Late Jurassic Chinese mammal in the Upper Bathonian of England // C. R. Acad. Sci. Terre et planets. 1998. V. 327. P. 571–576.
- Sigogneau-Russell D.* Docodont nature of *Cyrtlatherium*, an upper Bathonian mammal from England // Acta Palaeontol. Pol. 2001. V. 46. № 3. P. 427–430.
- Sigogneau-Russell D.* Docodonts from the British Mesozoic // Acta Palaeontol. Pol. 2003. V. 48. № 3. P. 357–374.
- Sigogneau-Russell D., Hahn R.* Reassessment of the Late Triassic symmetrodont mammal *Woutersia* // Acta Palaeontol. Pol. 1995. V. 40. № 3. P. 245–260.
- Waldman M., Savage R.J.G.* The first Jurassic mammal from Scotland // J. Geol. Soc. 1972. V. 128. P. 119–125.
- Wang Y., Clemens W.A., Hu Y.-M., Li C.-K.* A probable pseudo-tribosphenic upper molar from the Late Jurassic of China and the early radiation of the Holotheria // J. Vertebr. Paleontol. 1998. V. 18. № 4. P. 777–787.

#### Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1, 2. *Itatodon tatarinovi* Lopatin et Averianov, 2005: 1 – экз. ПМ ТГУ, № 200/3-BR-7, правый нижний моляр ( $\times 22$ ), с окклюзиальной стороны (1а, стереофото), спереди (1б), с лингвальной стороны (1в), сзади (1г) и с лабиальной стороны (1д); 2 – голотип ПИН, № 5087/2, правый последний нижний моляр ( $\times 26.5$ ), с окклюзиальной стороны (2а, стереофото), спереди (2б), с лингвальной стороны (2в), сзади (2г) и с лабиальной стороны (2д); Россия, Красноярский край, Шарыповский район, с. Никольское, Березовский карьер; верхняя часть итатской свиты, батский ярус, средняя юра.

### *Itatodon tatarinovi* (Tegotheriidae, Mammalia), a Docodont from the Middle Jurassic of Western Siberia and Phylogenetic Analysis of Docodonta

A. O. Averianov and A. V. Lopatin

*Itatodon tatarinovi* Lopatin et Averianov, 2005 is represented by two lower molars and a lower molar fragment from the upper part of the Itat Formation (Bathonian Stage) of the Berezovskii quarry (southern Krasnoyarsk Region). Based on the presence of a pseudotalonid, bordered by the crests *a-b*, *b-e*, *e-g*, and *a-g*, *Itatodon* is assigned to the endemic Asian family Tegotheriidae. In this genus, the crest *a-b* is reduced and the thick lingual cingulid is better developed than that of other docodonts. Phylogenetic analysis of Docodonta shows paraphyly of Morganucodonta relative to docodonts and independent development of the pseudotalonid in the Tegotheriidae and the clade comprising *Krusatodon*, *Castorocauda*, *Cyrtlatherium*, and *Dsungarodon*.

