

УДК 569:551.6+7.575.8

## О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ ОДНОПРОХОДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (MAMMALIA, MONOTREMATA)

© 2014 г. А. О. Аверьянов\*, А. В. Лопатин\*\*

\* Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

\* Санкт-Петербургский университет

\*\* Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: dzharakuduk@mail.ru, alopai@paleo.ru

Поступила в редакцию 12.03.2013 г.

Принята к печати 04.09.2013 г.

В качестве наиболее вероятной сестринской группы для однопроходных рассматриваются *Henosferida* из средней–поздней юры Западной Гондваны. Общим для обеих групп является продвинутое претрибосфеническое строение нижних моляров при вероятном отсутствии протокона на верхних зубах и плезиоморфное сохранение постдентальных костей и “ложноуглового” отростка нижней челюсти. Общими для двух групп признаками также являются зубная формула с тремя молярами и положение меккелевой борозды, которая проходит вентральнее нижнечелюстного отверстия. В ходе дальнейшей эволюции у однопроходных сформировалось “маммальное” среднее ухо с тремя слуховыми косточками, как у териевых млекопитающих и мультитуберкулят. Вероятно, юрские лавразийские *Shuotheriidae* являются сестринской группой для гондванской клады *Henosferida* + *Monotremata*. У юрского шуотерида *Pseudotribos* наблюдается большое плезиоморфное сходство с однопроходными в строение грудного пояса (крупная межключица, неподвижно соединенная с ключицей). В линии, ведущей к териевым млекопитающим, и у мультитуберкулят, видимо, независимо происходили преобразование плечевого пояса, связанные со становлением парасагиттальной постановки передних конечностей (редукция межключицы, ее подвижное сочленение с ключицей, редукция прокоракоида, развитие предостной ямки лопатки), и формирование “маммального” среднего уха с тремя слуховыми косточками.

DOI: 10.7868/S0031031X14040059

*“Корни монотремат нисходят к примитивным докодонтам или, скорее, к архаичным триконодонтам”.*

Л.П. Татаринов (2001)

Находка в конце XVIII в. в Австралии, Тасмании и на Новой Гвинее современных однопроходных, или яйцекладущих, млекопитающих (*Monotremata*) явилась одним из величайших зоологических открытий. По многим особенностям физиологии, размножения и морфологии, таким как откладка яиц, несовершенная терморегуляция, наличие клоаки, а также по строению хромосом, эти удивительные животные демонстрируют состояние, промежуточное между рептилиями и териевыми млекопитающими (сумчатыми и плацентарными). С другой стороны, современный утконос и ехидны ведут крайне специализированный образ жизни (плавание и питание донными беспозвоночными у первого и рытье и питание почвенными беспозвоночными у вторых). Такая специализация наложила глубокий отпечаток на строение однопроходных, делая вычленение действительно плезиоморфных, унаследованных от предков признаков достаточно сложным. Пожалуй, не существует другой группы млекопитающих, филогенетическое положение

которой трактовалось бы в таких широких пределах, как для однопроходных: от сестринской группы сумчатых (Gregory, 1947) до независимого происхождения от “эотерапсид” (Ивахненко, 2009) (см. также табл. 1). В данной работе проводится анализ остеологических и миологических признаков монотремат, развитие которых можно проследить на ископаемом материале.

В статье приняты следующие сокращения: ЗИН – Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; AMNH – Американский музей естественной истории, Нью-Йорк, США; IVPP – Институт палеонтологии и палеоантропологии, Пекин, Китай; NMV – Национальный музей Виктории, Мельбурн, Австралия.

Мы благодарны Т. Ричу (Национальный музей Виктории, Мельбурн, Австралия) за обсуждение проблемы происхождения монотремат, Э. Бухгольц (Уэлсли колледж, Уэлсли, США) и А.Н. Кузнецову (МГУ, Москва, Россия) – за консультации по поясничным позвонкам монотремат. Мы также благодарны А.Н. Кузнецову за рецензирова-

**Таблица 1.** Филогенетические связи Monotremata по морфологическим данным (указаны преимущественно работы, основанные на кладистических принципах). Состав клады Monotremata варьирует у разных авторов, в наиболее широком понимании в нее включаются вымершие таксоны Ausktribosphenida, Henosferida и Shuotheriidae

Сестринская группа для Monotremata	Ссылки
Metatheria	(Gregory, 1947; Kühne, 1973, 1977)
Tribosphenida	(Archer et al., 1985; Kielan-Jaworowska et al., 1987)
Multituberculata + Theria	(Rowe, 1988)
Theria	(Wible, 1991; Bininda-Emonds et al., 2007; Аверьянов, Лопатин, 2011)
Cladotheria	(Kielan-Jaworowska, 1992; Rougier et al., 2007b; Gurovich, Beck, 2009)
Политомия с Multituberculata и (Symmetrodonata, Eutriconodonta, Cladotheria)	(Wible et al., 1995)
Multituberculata, Eutriconodonta, Trechnotheria	(Rougier et al., 1996a; Rich et al., 2005a; Luo et al., 2007a; Ji et al., 2009; Luo, 2011; Meng et al., 2011)
Политомия с Multituberculata и Cladotheria	(Fox, Meng, 1997)
Multituberculata + Trechnotheria	(Hu et al., 1997; Ji et al., 1999; Woodburne, 2003; Woodburne et al., 2003)
Trechnotheria	(Luo et al., 2001a; Rougier et al., 2011; O'Leary et al., 2013)
Политомия с Multituberculata и Theria	(Luo et al., 2001b)
Multituberculata	(Wang et al., 2001; Meng et al., 2003; Hu et al., 2005)
(Eutriconodonta + (Multituberculata + Trechnotheria))	(Ji et al., 2002; Luo et al., 2002, 2007a, 2012; Rauhut et al., 2002; Kielan-Jaworowska et al., 2004; Luo, Wible, 2005; Rowe et al., 2008; Yuan et al., 2013; Zheng et al., 2013; Zhou et al., 2013)
Политомия с Eutriconodonta, Multituberculata и Cladotheria	(Ji et al., 2006)
Multituberculata, Symmetrodonata, Cladotheria	(Li, Luo, 2006)
Политомия с Morganucodonta, Docodonta и (Eutriconodonta + (Multituberculata + Trechnotheria))	(Meng et al., 2006)
(Multituberculata + (Eutriconodonta + Trechnotheria))	(Luo et al., 2007b)
Multituberculata + Cladotheria	(Luo, 2011; Rowe et al., 2011)

ние статьи и многочисленные замечания, способствовавшие ее улучшению. Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ МД-802.2009.4, грантов РФФИ 07-04-00393, 10-04-01350, 13-04-01401 Программы Президиума РАН “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы”.

### ЗУБНАЯ СИСТЕМА

У плиоценовых и современных ехидн нет зубов. У взрослых утконосов вместо зубов используются роговые пластинки, и поэтому долгое время считалось, что у утконосов тоже нет зубов. Настоящие зубы утконоса были обнаружены в конце XIX в. (Poulton, 1888, 1889; Thomas, 1890; Stewart, 1892; Wilson, Hill, 1907). Это открытие породило надежду, что изучение морфологии зубов утконо-

са поможет решить сложный вопрос происхождения монотремат (Thomas, 1890, с. 131). Однако морфология зубов утконоса оказалась довольно необычной и допускала различные интерпретации. Они считались похожими на зубы мультитуберкулят, ксенартр или десмостилий (Cope, 1888; Ameghino, 1908; Abel, 1926).

Развитие зубов утконоса было впервые детально прослежено Дж. Вильсоном и Дж. Хиллом (Wilson, Hill, 1907). Они обнаружили закладки четырех заклыковых зубов в каждой челюсти, которые обозначили как V, W, X, Y/w, x, y, z. Первому верхнему зубу и последнему нижнему нет аналогов в противоположной челюсти. Зубы V и w представляют собой нефункциональные зубные закладки. Функционирующих зубов три в верхней челюсти (W, X, Y) и три в нижней (x, y, z). Дан-

ные авторы предположили, что W/w являются последними премолярами, а X, Y/x, y, z — молярами. Эти зубы рассматривались как “квазипостоянные” (у взрослых животных зубы замещены роговым клювом). Было обнаружено также по пять зачатков молочных зубов в каждой половине челюсти, которые резорбировались на ранней стадии. Согласно другой точке зрения, получившей большее распространение, функциональные зубы утконоса являются молочными, а проблематичные зачатки относятся к “домолочной” генерации зубов (Leche, 1910).

Следующая работа, посвященная развитию зубов утконоса, была выполнена Г. Грином (Green, 1937), который установил формулу зачаточных зубов как I0, C1, P1–2, M1–3/i1–5, c1, p1–2, m1–3. Большая часть зубных зачатков резорбируется в эмбриогенезе и прорезается только по три коренных зуба в верхней и нижней челюсти, которые примерно в месячном возрасте выпадают и замещаются роговыми пластинками. По Грину (Green, 1937), функциональными зубами утконоса являются P2, M1–2/m1–3. Такая формула принимается в настоящее время (Woodburne, 2003). Согласно альтернативной интерпретации (Westergaard, 1983) эти зубы являются DP2–4/dp3–4, m1. У миоценового утконоса *Obdurodon dicksoni* были функционирующие P1–2, M1–2/p1–2, m1–3 (Musser, Archer, 1998). Сходство аналогичных по положению зубов современного утконоса и обдуродона позволяет считать, что интерпретация зубной формулы утконоса по Грину является правильной. Премоляры обдуродона соответствуют, скорее всего, P4–5/p4–5 териевых млекопитающих, а верхний премоляр утконоса — P5. Для всех монотремат, имеющих зубы, характерна резкая граница между маленькими премолярами и крупными молярами.

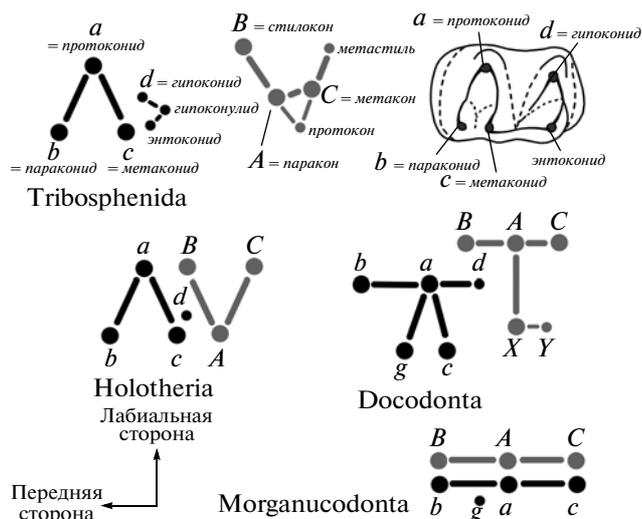
Грин (Green, 1937) предполагал закладку зубов, сменяющих первые коренные зубы в верхней и нижней челюсти. На основании этого В. Кюне (Kühne, 1973, 1977) пересмотрел формулу коренных зубов утконоса как P1, M1–4/p1, m1–4, поскольку только первый из этих пяти зубов сменяется. По его мнению, наличие четырех моляров и сменяемого последнего премоляра является синаноморфией, объединяющей Monotremata и Marsupialia (гипотеза Marsupionta). У. Грегори (Gregory, 1947) также считал наличие только одного молочного зуба в каждой челюсти одним из признаков сходства монотремат и сумчатых. По последним данным (Lockett, Zeller, 1989) в эмбриогенезе утконоса в действительности не происходит смены первых коренных зубов.

Формула заклыковых зубов с пятью премолярами и тремя молярами могла быть исходной для монотремат (у утконосов утрачены передние премоляры и M3). Такая формула известна для юр-

ских Henosferida (Martin, Rauhut, 2005; Rougier et al., 2007b), Shuotheriidae (Luo et al., 2007b) и претрибосфенических млекопитающих, в частности, у *Peramus* (McKenna, 1975; Prothero, 1981; Averianov et al., 2010a). У *Multituberculata* имелось только по два моляра в каждой челюсти и последние премоляры обычно крупнее первых моляров, что резко отличает их от монотремат.

Как отмечалось выше, функционирующие зубы были у олигоцен-миоценовых утконосов рода *Obdurodon* (Woodburne, Tedford, 1975; Archer et al., 1992, 1993; Musser, Archer, 1998). Открытие раннемелового монотремата *Stegorodon* в Австралии (Archer et al., 1985) с зубами, сходными с таковыми *Obdurodon*, но более примитивного строения, позволило использовать признаки зубной системы монотремат для выяснения их филогенетического положения. М. Арчер с коллегами (Archer et al., 1985) интерпретировали строение зубов стероподона как трибосфеническое и связывали происхождение монотремат с древнейшими трибосфеническими млекопитающими *Aegialodontidae*. По мнению других авторов (Kielan-Jaworowska et al., 1987), зубы стероподона нетрибосфенические, и однопроходные происходят от более примитивных, претрибосфенических млекопитающих типа раннемелового *Peramus*. К сходному выводу о происхождении монотремат от претрибосфенических млекопитающих недавно пришел также М. Вудбурн (Woodburne, 2003). Л.П. Татарин (2001) и А.К. Агаджанян (2003), напротив, усматривают сходство плана строения зубов однопроходных и докодонтов и на этом основании предполагают филогенетическую связь этих таксонов. К близкому выводу пришли также Р. Паскуаль и Ф. Гоин (Pascual, Goin, 2001).

Сравнение зубов стероподона с зубами докодонтов весьма проблематично (рис. 1). Сходство нижних коренных зубов обоих таксонов ограничивается тремя признаками: 1) коронки расширены поперечно; 2) лабиальные бугорки выше лингвальных; 3) наиболее высокий лабиальный бугорок связан поперечными гребнями с двумя лингвальными бугорками. Однако у докодонтов этот высокий бугорок — задний из двух лабиальных бугорков, тогда как у стероподона — передний из таковых. Существенно то, что у докодонтов лабиальный край коронки замкнут продольным гребнем, связывающим бугорки *a*, *b* и *d*, тогда как у стероподона долина между лабиальными бугорками открыта лабиально (рис. 1). Хотя коренные зубы докодонтов поверхностно напоминают зубы трибосфенических млекопитающих (см. Butler, 1988), их окклюзия осуществляется различным образом. У докодонтов первичное разрезание пищи происходит за счет продольных гребней коронок (*B–A–C* на верхнем зубе и *b–a–d* на нижнем зубе), и наиболее высокий лабиальный бугор верхнего зуба (*A*) в момент максималь-



**Рис. 1.** План строения основных типов коренных зубов млекопитающих (черным цветом показаны нижние зубы правой стороны, серым – верхние зубы левой стороны). Основные бугорки зубов обозначены заглавными буквами для верхних (A, B, C) и строчными для нижних (a, b, c, d). Справа сверху изображен нижний коренной зуб раннемелового однопроходного *Steropodon galmani* Archer et al., 1985 (по Kielan-Jaworowska et al., 2004, рис. 6.5C1, реверсировано).

ной окклюзии расположен лабиальнее нижних зубов (Jenkins, 1969, рис. 3; Butler, 1988, рис. 5, 6; Pfretzschner et al., 2005, рис. 5). У претрибосфенических и ранних трибосфенических млекопитающих первичное разрезание пищи происходит за счет поперечных гребней коронок (препаракрита-паракрисид и постметакрита-протокрисид), и наиболее высокий лабиальный бугорок (паракон или бугорок A) при максимальной окклюзии помещается в гипофлексид, широко открытую лабиально амбразуру между талонидом и тригонидом (см. напр., Strompton, 1971; Fox, 1975; Strompton, Kielan-Jaworowska, 1978; Kielan-Jaworowska et al., 1987). У Татаринова (2001, с. 87) ошибочно указано, что в эту амбразуру помещается протокон.

Строение нижних коренных зубов стероподоно соответствует претрибосфеническому плану строения, наблюдаемому, в частности, у *Peramus* (Kielan-Jaworowska et al., 1987; Woodburne, 2003): разрезание пищи происходило поперечными, а не продольными гребнями коронки, имеется трехбугорчатый тригонид, двухбугорчатый талонид без бассейна, и широкая долинка между тригонидом и талонидом, ограниченная протокрисидом, рудиментом дистального метакрисидид (у вершины метаконида) и косым кристидом (*crisid obliqua*). Именно наличие широкого гипофлексидид, рудимента дистального метакрисидид и недоразвитие *crisid obliqua* у *Steropodon* свиде-

тельствует о происхождении монотремат от претрибосфенических млекопитающих, у которых не было протокона на верхних зубах. У монотремат протокон так и не появился (Woodburne, 2003; Davis, 2011), поэтому их зубы нельзя считать трибосфеническими. Паскуаль и Гоин (Pascual, Goin, 2001; см. также Pascual et al., 2002) отрицают наличие гипофлексидид у стероподоно, поскольку у него аналогичная область имеет меньшую глубину и эмалевое дно, т.е. настоящая вырезка отсутствует. Однако уменьшение глубины гипофлексидид и расширение коронки между тригонидом и талонидом можно объяснить существенным уменьшением высоты паракона у монотремат по сравнению с *Peramus*, что хорошо видно у *Obdurodon* и палеоценового *Monotrematum* (Pascual et al., 2002).

Псевдотрибосфенические зубы с талонидом впереди тригонидид, кроме докодонтон (Averianov et al., 2010b), появились также у *Shuotheriidae* (Luo et al., 2007b), которые, подобно докодонтон, сохраняли постдентальные кости в нижней челюсти.

Кроме линии, ведущей к териевым млекопитающим, претрибосфенические зубы (с талонидом позади тригонидид), развились независимо у другой группы млекопитающих, находившихся на более низком уровне организации (с постдентальными костями в составе нижней челюсти): у *Henosferida* из юрских отложений Аргентины (Rauhut et al., 2002; Martin, Rauhut, 2005; Rougier et al., 2007b; Аверьянов, Лопатин, 2011). К этой группе может относиться также *Ambondro* из средней юры Мадагаскара (Flynn et al., 1999), строение нижней челюсти которого неизвестно. У хеносферид талонид небольшой, но с отчетливым бассейном. Однако в бассейне талонидид обнаружены следы стирания, что интерпретируется как свидетельство отсутствия протокона на верхних молярах хеносферид (Martin, Rauhut, 2005; Rougier et al., 2007b). Последнее обстоятельство сближает хеносферид с монотрематами. Так как древнейшие известные монотрематы (*Teinolophos*) обладали постдентальными костями в нижней челюсти (Rich et al., 2005a, b), более обоснованно выводить претрибосфенические зубы монотремат от таковых *Henosferida*, а не предков териевых млекопитающих. Этому выводу не противоречат данные о зубной формуле монотремат.

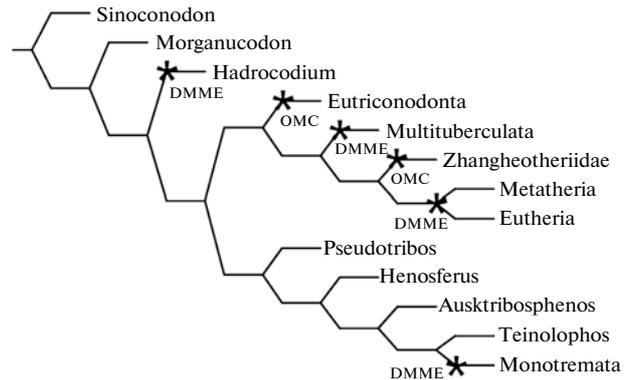
## СРЕДНЕЕ УХО И НИЖНЯЯ ЧЕЛЮСТЬ

Одной из фундаментальных морфологических характеристик млекопитающих всегда считалось строение их челюстного сустава и среднего уха. У млекопитающих, в отличие от рептилий, нижняя челюсть состоит из единственной кости (зубная кость, *dentale*), которая сочленяется с чешуйчатой костью черепа (*squamosum*). Постдентальные кости, образующие челюстной сустав у рептилий,

у млекопитающих преобразованы в слуховые косточки среднего уха — сочленовная (articulare) в молоточек (malleus), а квадратная (quadratum) в наковальню (incus). Видимо, еще у предков млекопитающих эти постдентальные кости были связаны с барабанной перепонкой и выполняли дополнительную функцию звукопроводения. Древнейшие стволые млекопитающие (Morganucodonta) обладали двойным челюстным суставом, старым “рептилийным” и новым “маммальным”. У более продвинутых мезозойских млекопитающих (Docodonts, Kuehneotherium, Shuotheridia, Henosferida) суставная функция постдентальных костей, видимо, была уже утрачена, но они еще сохраняли на зубной кости желоб для постдентальных костей. Этот желоб был утрачен у Eutriconodonta и Symmetrodonta, у которых слуховые косточки (молоточек и наковальня) выполняли только звукопроводящую функцию, но еще не помещались в основании мозговой коробки, а были прикреплены к меккелеву хрящу, связанному краниальным концом с меккелевой бороздой в зубной кости (Luo et al., 2007a; Ji et al., 2009; Luo, 2011; Meng et al., 2011). Таким образом, у этих животных отсутствовало дефинитивное маммальное среднее ухо, которое в онтогенезе современных млекопитающих формируется после редукции эмбрионального меккелева хряща и перемещения слуховых косточек от челюстного сустава в основание мозговой коробки. Меккелев хрящ, сохраняющийся в дефинитивном состоянии у симметродонтов и эутриконодонтов, обычно интерпретируется как окостеневающий (Wang et al., 2001; Meng et al., 2003), хотя никаких гистологических доказательств этого не приводится. Возможно, хрящ минерализовался уже в процессе фоссилизации.

Существуют две гипотезы, интерпретирующие эволюцию среднего уха у мезозойских млекопитающих. Согласно первой гипотезе, меккелев хрящ и прикрепленные к нему молоточек и наковальня у Eutriconodonta и Symmetrodonta являются эволюционной гетерохронией, сохранением пedomорфного (эмбрионального) состояния развития этих структур у взрослых животных (Luo et al., 2007a; Ji et al., 2009; Luo, 2011). Согласно альтернативной гипотезе, эти группы демонстрируют промежуточную морфологическую стадию преобразования среднего уха, которая рекапитулируется в эмбриогенезе современных млекопитающих (Wang et al., 2001; Meng et al., 2003, 2011; Аверьянов, Лопатин, 2011).

По гипотезе Ж. Луо, в эволюции млекопитающих происходили повторяющиеся пedomорфозы и многократная активация генов, отвечающих за редукцию меккелева хряща (Luo et al., 2007a, b; Luo, 2011). Эта гипотеза призвана объяснить топологию кладограммы, принимаемой данным ав-



**Рис. 2.** Филогенетические связи мезозойских млекопитающих по Луо (Luo, 2011). Дефинитивное маммальное среднее ухо (DMME) появляется независимо четыре раза, окостеневший меккелев хрящ (OMC) — два раза.

тором в качестве филогенетической гипотезы для мезозойских млекопитающих (рис. 2).

Первым млекопитающим, которое приобрело дефинитивное маммальное среднее ухо, согласно Луо, является *Nadrocodium wui* из ранней юры Китая, известный по единственному черепу длиной всего 12 мм (IVPP V8275) (Luo et al., 2001b; Rowe et al., 2011). Компьютерная томография этого экземпляра доступна в онлайн-цифровой библиотеке Университета Техаса ([http://digimorph.org/specimens/Nadrocodium\\_wui/](http://digimorph.org/specimens/Nadrocodium_wui/)). Крошечный размер черепа закономерно вызывает вопрос об онтогенетическом статусе данного экземпляра. Согласно Луо и др. (Luo et al., 2001b), череп IVPP V8275 принадлежит взрослому или полувзрослому животному по наличию следующих признаков: 1) большая заклыковая диастема; 2) фасетки стирания на моляроподобных зубах; 3) полностью функционирующий сустав чешуйчатой и зубной костей; 4) отсутствие меккелевой борозды. Компьютерная томография этого экземпляра не обнаружила закладок непрорезавшихся зубов (Rowe et al., 2011). По мнению других авторов (Wang et al., 2001; Meng et al., 2003), экз. IVPP V8275 принадлежит молодому животному на основании следующих признаков: 1) маленький размер; 2) прорезающийся первый верхний заклыковый зуб; 3) наличие только двух моляроподобных зубов; 4) большое расстояние между m2 и венечным отростком; 5) большой промонторий; 6) большой объем мозговой полости; 7) тонкая и низкая зубная кость. Изучение доступной компьютерной томографии экз. IVPP V8275 позволяет склониться к поддержке второй интерпретации. Сохранность костей такова, что можно предполагать их неполное окостенение. На медиальной и вентральной поверхности зубной кости имеются большие лакуны, возможно, для зубной пластинки. Смена зубов у этого экзем-

пляра, видимо, еще не начиналась, поэтому не сохранилось закладок зубов. О недавнем формировании прорезавшихся зубов говорят широко открытые пульпарные каналы р2. Скорее всего, отсутствие меккелевой борозды (и желоба для постдентальных костей?) объясняется неполным окостенением зубной кости. Луо и др. (Luo et al., 2001b: с. 1535) описывают медиальную сторону зубной кости как имеющую “гладкую перистальную поверхность”, однако никаких фотографий, иллюстрирующих это, не приводится. Строение “ложноуглового” (“псевдоангулярного”) отростка зубной кости, сходного с таковым у *Morganucodonta* и *Docodonta*, позволяет прогнозировать обнаружение желоба для постдентальных костей у более взрослых экземпляров *Nadrocodium wui*, если таковые будут обнаружены.

Даже если признать экз. IVPP V8275 взрослым животным, его интерпретация остается проблематичной. Если это взрослое животное, то отмеченные ювенильные признаки будут педоморфными для этого таксона. В таком случае, почему у столь педоморфного таксона нет меккелева хряща с прикрепленными слуховыми косточками? У “педоморфных”, по мнению Луо, эутриконодонтов из раннего мела Китая зубная кость намного более пераморфного строения по сравнению с *Nadrocodium* (Luo et al., 2007a; Meng et al., 2011). Гипотеза Луо не может объяснить это логическое противоречие. Наличие маммального среднего уха у *Nadrocodium* мы считаем недоказанным.

Наш филогенетический анализ (Аверьянов, Лопатин, 2011) показал парафилию “*Australosphenida*” sensu Luo et al., 2001a. Юрские гондванские *Henosferida* и лавразийские *Shuotheriidae*, характеризующиеся сохранением желоба для постдентальных костей и, следовательно, отсутствием дефинитивного маммального среднего уха, являются сестринскими таксонами. Для австралийских раннемеловых *Ausktribosphenida* указывалось присутствие желоба для постдентальных костей (Kielan-Jaworowska et al., 1998, 2004; Luo et al., 2001a, 2002; Luo, 2011), что не подтверждается другими наблюдениями (Rougier et al., 2007b; Аверьянов, Лопатин, 2011). У *Ausktribosphenos* имеется меккелева борозда, соединенная с нижнечелюстным отверстием, и небольшая ямка позади нижнечелюстного отверстия, которая соответствует скорее птеригоидной ямке симметродонтов (см. Лопатин и др., 2005), чем постдентальному желобу. У примитивных млекопитающих с настоящим постдентальным желобом (*Morganucodon*, *Kuehneotherium*, *Shuotherium*, *Docodonta*) этот желоб существенно более длинный и глубокий, подразделен диагональным гребнем и ограничен сверху нависающим медиальным гребнем (Kermack et al., 1973; Luo et al., 2002; Averianov et al., 2005). Ничего подобного не наблюдается у *Ausktribosphenos*,

а у *Bishops* и меккелева борозда, и ямка позади нижнечелюстного отверстия редуцированы.

Согласно большинству последних филогенетических анализов, *Ausktribosphenida* являются сестринской группой для *Monotremata*. В связи с этим исключительно важное значение имеет строение нижней челюсти у меловых монотремат, *Steropodon* и *Teinolophos*, которое характеризовалось противоречиво (см. дискуссию Luo et al., 2002; Bever et al., 2005; Rich et al., 2005a, b; Rougier et al., 2005, 2007b; Rowe et al., 2008). Новые экземпляры *Teinolophos* четко свидетельствуют о наличии желоба для постдентальных костей у этого таксона (Т. Рич, личн. сообщ.). Также у *Teinolophos* и *Steropodon* есть меккелева борозда, в рудиментарной форме сохраняющаяся у миоценового утконоса *Obdurodon* (Rougier et al., 2007b; Rowe et al., 2008; Luo, 2011). Остается вопрос, помещался ли в этой борозде меккелев хрящ и соединялся ли он с *articulare*, или слуховые косточки уже располагались отдельно в основании мозговой коробки.

Согласно гипотезе Луо (Luo, 2011; см. рис. 2), формирование дефинитивного маммального среднего уха происходило независимо в четырех линиях млекопитающих: у *Nadrocodium*, *Multituberculata*, *Theria* и *Monotremata*. Согласно нашей гипотезе, это событие произошло трижды: у *Multituberculata*, *Monotremata* и *Theria*.

Важным признаком, имеющимся у аусктрибосфенид (*Ausktribosphenos* и *Bishops*), является наличие настоящего углового отростка нижней челюсти. Этот отросток не гомологичен “ложноугловому” отростку *Morganucodonta* и *Docodonta*, который имеет вырезку для наружной пластины (или ангулярного лепестка) угловой кости. Настоящий угловой отросток не связан с угловой костью и возникает, вероятно, в связи с интенсификацией работы внутренней крыловидной и наружной жевательной мышц, что, в свою очередь, обусловлено усилением поперечной компоненты в жевательных движениях нижней челюсти (Patterson, 1956; Jenkins et al., 1983; Jenkins, 1984; Crompton, Sun, 1985; Gow, 1986; Crompton, Luo, 1993; Hopson, 1994; Averianov et al., 2005; альтернативную точку зрения см. Parrington, 1959; Kermack et al., 1973; Gambaryan, Kielan-Jaworowska, 1995; Kielan-Jaworowska, 1997; Luo et al., 2001a, 2002; Kielan-Jaworowska et al., 2004). Наличие настоящего углового отростка нижней челюсти является одной из ключевых синапоморфий *Cladotheria* (Prothero, 1981; Averianov et al., 2013).

У раннемелового монотремата *Teinolophos* форма и положение углового отростка примерно такие же, как у аусктрибосфенид. Однако сходное заднее положение имел также “ложноугловой” отросток хеносферид, ассоциированный с желобом для постдентальных костей и имеющий на

лингвальной стороне ямку для наружной пластины угловой кости (Martin, Rauhut, 2005; Rougier et al., 2007b). Наличие у *Teinolophos* желоба для постдентальных костей позволяет рассматривать его угловой отросток как “ложноугловой”, негомологичный угловому отростку зубной кости *Cladotheria*. Среди современных монотремат соответствующий отросток редуцируется у утконоса, но сохраняется в рудиментарном виде у ехидн в связи со специализацией их челюстного аппарата (см. ниже).

Одним из важных признаков, общих для *Henosferida* и *Monotremata*, является положение меккелевой борозды. У подавляющего большинства млекопитающих, имеющих меккелеву борозду, она ассоциирована с нижнечелюстным отверстием (через него проходят в зубную кость *p. alveolaris inferior*, дериват нижнечелюстной ветви тройничного нерва ( $V_3$ ) и сосуды). Свидетельством этой связи у форм, у которых меккелев хрящ отсутствует во взрослом состоянии, является *lig. sphenomandibulare*, образующийся из остатков дорсальной части меккелева хряща и крепящийся к зубной кости по сторонам от нижнечелюстного отверстия (Standing, 2008). У раннемелового монотремата *Teinolophos* меккелева борозда проходит вентральнее нижнечелюстного отверстия (Rich et al., 2005a, b). Аналогичное положение меккелевой борозды наблюдается у *Henosferus* (Rougier et al., 2007b). У *Asfaltomylos* присутствие и положение меккелевой борозды не может быть установлено из-за плохой сохранности единственного экземпляра (Martin, Rauhut, 2005). У шуотериид меккелева борозда ассоциирована с нижнечелюстным отверстием (Chow, Rich, 1982; Luo et al., 2007b).

### СЛУХОВЫЕ КОСТОЧКИ

Слуховые косточки монотремат имеют специфическое строение по сравнению с многими другими современными млекопитающими (Doran, 1878; Gregory, 1947; Hopson, 1966; Kuhn, 1971; Allin, 1975; Fleischer, 1978; Zeller, 1993; Meng, Wyss, 1995; Wible, Hopson, 1995; Агаджанян, 2003; Иващенко, 2009). Молоточек имеет два больших отростка и крупное тело (*pars transversalis*). Более длинный и массивный передний отросток (гомологичный предсочленовой кости – *praearticulare sinapsid*) соединен (частично сращен) на большом протяжении с плоской наружной барабанной костью (*ectotympanicum*). Передний отросток молоточка, соединенный с *ectotympanicum*, и рукоятка (*manubrium*) молоточка образуют почти замкнутое кольцо, внутри которого натянута барабанная перепонка. Наковальня маленькая, плоская, расположена дорсальнее молоточка. Стремечко столбчатое, не перфорировано *a. stapediale*. Молоточек, *ectotympanicum*, наковальня

и барабанная перепонка расположены в плоскости под углом  $25^\circ$ – $30^\circ$  к горизонтали.

После открытия слуховых косточек у *Multituberculata* (Miao, Lillegraven, 1986) появились данные о значительном сходстве строения слуховых косточек у этой группы с таковыми монотремат. Эти наблюдения были сделаны на нескольких экземплярах *Lambdopsalis bulla* Chow et Qi, 1978 из палеоцена-эоцена Китая (Meng, 1992; Meng, Wyss, 1995). В частности, стремечко у этого таксона столбчатое с щелевидным отверстием, через которое, видимо, не проходила *a. stapediale* (Meng, 1992), как и у монотремат. Другие черты сходства с монотрематами: 1) наружная барабанная кость (*ectotympanicum*) расположена почти горизонтально (угол наклона  $25$ – $30^\circ$ ) и контактирует с крыловидной костью черепа; 2) наковальня (*incus*) плоская, простой формы и расположена дорсальнее молоточка (*malleus*), а не позади, как у териев; 3) молоточек имеет массивный передний отросток, частично слитый с наружной барабанной костью, и крупную *pars transversalis*.

Открытие слуховых косточек у других таксонов мультитуберкулят (Hurum et al., 1995; Rougier et al., 1996b; Wible, Rougier, 2000), а также переизучение оригинальных материалов по *Lambdopsalis* привели к значительной ревизии этих представлений (Rougier et al., 1996b). Контакт наружной барабанной кости с крыловидной у *Lambdopsalis* признан артефактом; этот контакт может отсутствовать у ехидн и не характерен для утконоса. У *Kryptobaatar* стремечко не столбчатое, а вильчатое, прободенное стапедальным отверстием (Rougier et al., 1996b). Для некоторых таксонов мультитуберкулят из позднего мела Северной Америки также реконструировалось наличие вильчатого стремечка, прободенного *a. stapediale* на основании борозды для этой артерии на промонториуме, оставляющей вырезку на краю *fenestra vestibuli* (Rougier et al., 1992; Wible, Hopson, 1995). С другой стороны, столбчатое стремечко характерно для *Pholidota* среди плацентарных и для многих сумчатых (Novacek, Wyss, 1986; Gaudin et al., 1996). Молоточек с массивным передним отростком, сочлененным с *ectotympanicum*, и крупной *pars transversalis* встречается не только у монотремат и мультитуберкулят, но также у многих архаичных сумчатых и плацентарных (Doran, 1878; Fleischer, 1978).

Для раннемелового эутриконодонта *Yanoscodon* было реконструировано строение молоточка и наковальни, практически идентичное таковому утконоса (Luo et al., 2007a). Согласно этой реконструкции, плоская наковальня располагалась дорсальнее молоточка, как у монотремат. Отличие от монотрематной конструкции заключается только в сочленении молоточка и *ectotympanicum* с меккелевым хрящем, сохранявшимся

во взрослом состоянии. Однако, скорее всего, данная реконструкция неверна и основана на слишком уверенной интерпретации плохо сохранившихся и очень неполных фрагментов слуховых косточек (Meng et al., 2011). Существенно лучше сохранились слуховые косточки у другого эутриконодонта из раннего мела Китая, *Liaospondon* (Meng et al., 2011). У этого таксона наковальня располагалась позади молоточка и имела шарнирное сочленение с последним.

Своеобразие строения слуховых косточек монотремат может свидетельствовать о независимом развитии маммального среднего уха у монотремат и териевых млекопитающих, что подтверждается обнаружением желоба для постдентальных костей у древнейшего известного монотремата *Teinolophos* из раннего мела Австралии (Rich et al., 2005a).

### МОЗГОВАЯ КОРОБКА

В строении боковой стенки мозговой коробки у монотремат и териевых млекопитающих наблюдаются существенные различия, которые традиционно используются при филогенетических реконструкциях (Watson, 1916; Kermack, Mussett, 1958; Kermack, 1963; Hopson, 1964; Kermack, Kielan-Jaworowska, 1971; Crompton, Jenkins, 1979; Kielan-Jaworowska et al., 1986, 2004; Hopson, Rougier, 1993; Wible, Hopson, 1993, 1995; Rougier, Wible, 2006).

У немаммальных цинодонтов большая часть боковой стенки мозговой коробки образована восходящим отростком крыло-клиновидной кости (алисфеноида, или эпиптеригоида), расположенной между глазничной впадиной, через которую выходит глазничная ветвь тройничного нерва ( $V_1$ ), и большим тройничным отверстием, общим местом выхода верхнечелюстной ( $V_2$ ) и нижнечелюстной ( $V_3$ ) ветвей тройничного нерва (рис. 3, а). Тройничное отверстие расположено на границе между алисфеноидом и передней пластиной переднеушной кости (проотики), являющейся окостенением слуховой капсулы. Имеется хорошо развитая, направленная назад квадратная ветвь алисфеноида. Чешуйчатая кость не участвует в образовании первичной стенки мозговой коробки, ее передний отросток контактирует со слуховой капсулой и передней пластиной проотики.

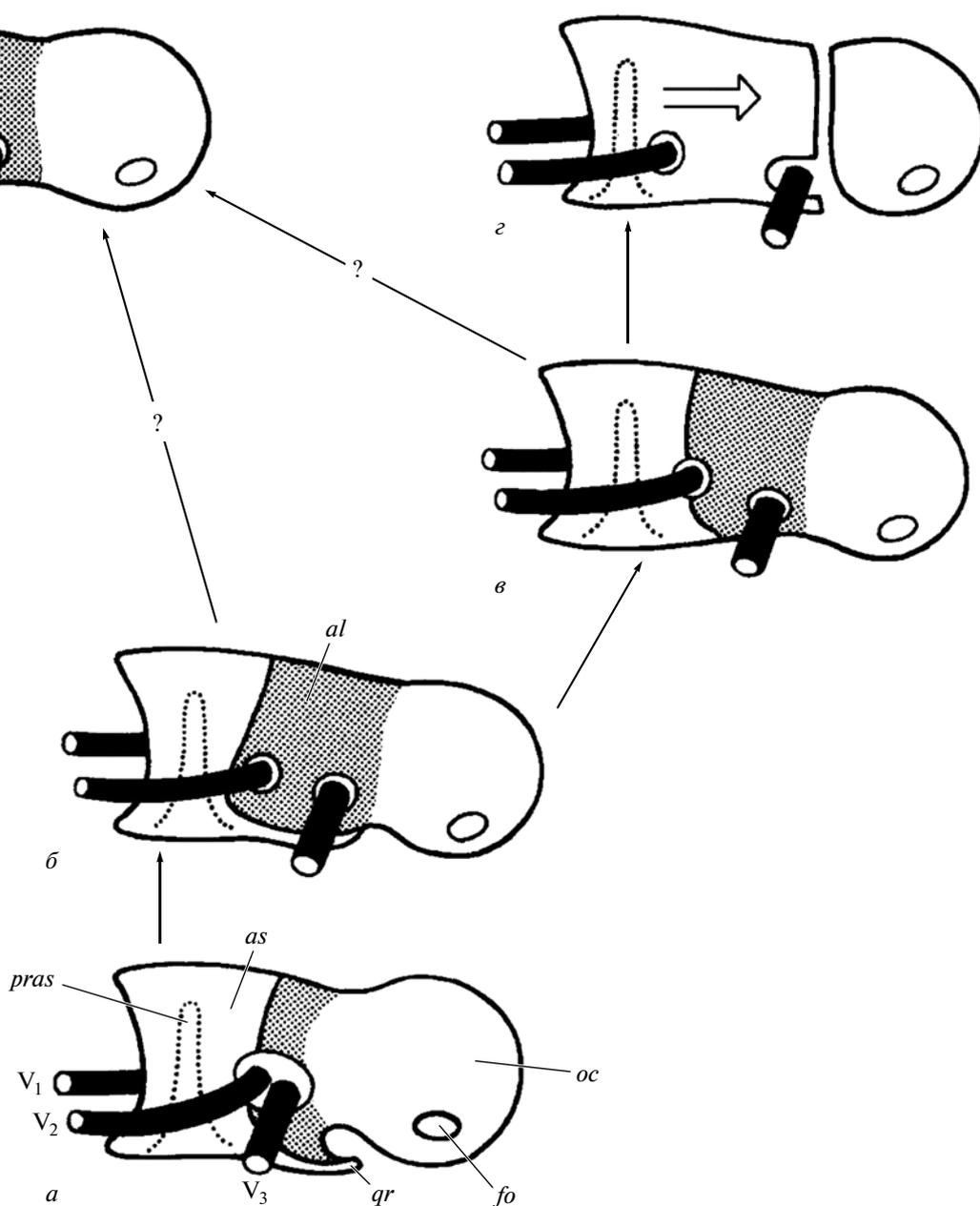
У стволовых млекопитающих (*Morganucodonta*, *Docodonts*) передняя пластина проотики существенно удлиняется спереди назад, в результате чего тройничное отверстие разделяется на два, для отдельного выхода  $V_2$  и  $V_3$  ветвей тройничного нерва (рис. 3, б; 4, а).

Строение мозговой коробки детально изучено у *Vincelestes* из раннего мела Аргентины (рис. 3, в), относимого обычно к претрибосфеническим млекопитающим (Rougier et al., 1992; Hopson,

Rougier, 1993; Kielan-Jaworowska et al., 2004; Macrini et al., 2007). По последним данным, этот таксон относится к базальной радиации *Cladotheria* (Averianov et al., 2013). *Vincelestes*, в целом, сохраняет плезиоморфное строение стенки мозговой коробки, характерное для *Morganucodon* (рис. 3, б; 4, а). Продвинутыми признаками на этой эволюционной стадии являются некоторое увеличение размеров алисфеноида и уменьшение его квадратной ветви. Передняя пластина проотики участвовала в формировании стенки мозговой коробки также у симметродонта *Maotherium* (Ji et al., 2009).

У современных териевых млекопитающих (*Metatheria* и *Eutheria*) передняя пластина проотики полностью утрачена (рис. 3, г). В редуцированном виде она сохранялась у раннемелового эутерия *Prokennalestes* из Монголии (Wible et al., 2001). Большая часть боковой стенки мозговой коробки образована разросшимся алисфеноидом, в котором расположено отверстие нижнечелюстной ветви тройничного нерва ( $V_3$ ). Появляется чешуя чешуйчатой кости (*pars squamosa*), которая также образует часть стенки мозговой коробки и контактирует спереди с алисфеноидом (рис. 4, в).

Для монотремат, мультитуберкулят и, видимо, эутриконодентов, характерно иное строение стенки мозговой коробки. Здесь алисфеноид сильно редуцирован, образует только боковую стенку *sacrum eiptericum* (полость тройничного ганглия), а большая часть стенки мозговой коробки образована передней пластиной проотики (рис. 3, д). Эта пластина образуется в эмбриогенезе путем слияния эмбриональной запирающей пластины (*lamina obturans*) с ушной капсулой, являющейся хрящевым предшественником каменистой кости (Watson, 1916; Kuhn, 1971; Zeller, 1989; Hopson, Rougier, 1993). Передняя пластина каменистой кости граничит спереди с орбитосфеноидом и включает в себя отверстие нижнечелюстной ветви тройничного нерва ( $V_3$ ). Черепная часть чешуйчатой кости налегает поверхностно на каменистую и затылочные кости и не образует первичную стенку мозговой коробки (рис. 4, б). Такое различие в строении стенки мозговой коробки териевых и нетериевых млекопитающих ранее служило основанием для деления млекопитающих на подклассы *Theria* и *Prototheria* (Kermack, 1963; Hopson, 1964; Kermack, Kielan-Jaworowska, 1971). Однако, как показали более поздние эмбриологические исследования, стенка мозговой коробки у монотремат и териевых млекопитающих гомологична и образована путем окостенения *membrana spheno-obturatoria* (Presley, Steel, 1976; Presley, 1980, 1981; Kuhn, Zeller, 1987; Maier, 1987, 1989; Zeller, 1989). Разница заключается лишь в том, что это окостенение на бо-

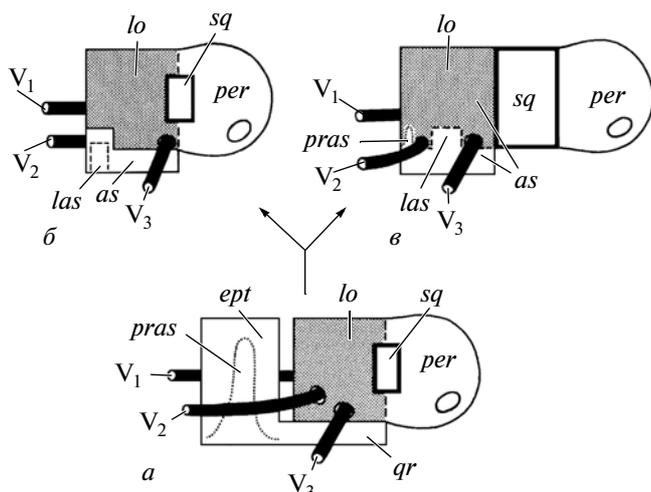


**Рис. 3.** Преобразования стенки мозговой коробки в эволюции млекопитающих (по Hopson, Rougier, 1993, рис. 6): *a* – исходное состояние, характерное для немлекопитающих цинодонтов; *б* – стволовые млекопитающие (Morganucodonta, Docodonta); *в* – базальный кладотерий *Vincelestes*; *г* – териевые млекопитающие (Metatheria, Eutheria); *д* – Monotremata, Multituberculata и, возможно, Eutriconodonta. Белая стрелка на *г*, *д* показывает направление роста *membrana sphenoobturatoria*: от *ala temporalis* у Theria (*г*) или к *ala temporalis* у Monotremata (*д*). Обозначения: *al* – передняя пластина проитики (=lamina obturans); *as* – алисфеноид; *fo* – fenestra ovalis; *oc* – слуховая капсула; *pras* – восходящий отросток алисфеноида или *ala temporalis*, эмбриональный предшественник алисфеноида (показан пунктиром); *qr* – квадратная ветвь алисфеноида; *V*<sub>1</sub>, *V*<sub>2</sub>, *V*<sub>3</sub> – глазничная, верхнечелюстная и нижнечелюстная ветви тройничного нерва.

лее поздних эмбриологических стадиях срастается либо со слуховой капсулой, образуя переднюю пластину каменистой кости (Monotremata), либо с восходящим отростком алисфеноида, образуя его “крыло” (Theria). Состояние, характерное для современных монотремат, можно выводить как из состояния стволовых млекопитающих (рис. 3, б),

так и с уровня базальных Cladotheria (рис. 3, в), что отражено стрелками с вопросительными знаками на рис. 3.

Идея о фундаментальном различии монотремат и териевых млекопитающих в строении стенки мозговой коробки была недавно реанимирована М.Ф. Ивахненко (2009). По его мнению, прин-



**Рис. 4.** Гомология эмбриональных элементов, составляющих боковую стенку мозговой коробки у стволовых млекопитающих (а), монотремат (б) и териевых млекопитающих (в) (по Hopson, Rougier, 1993, рис. 4). Обозначения: *ept* – эпиптеригойд; *las* – lamina ascendens; *lo* – lamina obturans; *per* – периотика; *pras* – восходящий отросток эпиптеригойда, эмбриональный предшественник эпиптеригойда (показан пунктиром); *sq* – чешуйчатая кость. Остальные обозначения см. рис. 3.

ципиальное различие заключается в том, что териевый алисфеноид представляет собой результат сращения в эмбриогенезе эпиптеригойда с окостенением сфено-обтураторной мембраны, тогда как у монотремат в состав “алисфеноида” (передней пластинки прооттики) не включается эпиптеригойд, который сохраняется в редуцированном виде в основании передней пластинки. Однако, согласно эмбриологическим данным (Presley, Steel, 1976; Presley, 1980, 1981; Kuhn, Zeller, 1987; Maier, 1987, 1989; Zeller, 1989), элементы, составляющие стенку мозговой коробки у териевых и яйцекладущих млекопитающих, гомологичны (рис. 4). Восходящий отросток эпиптеригойда, который у взрослых цинодонтов и стволовых млекопитающих образует переднюю часть мозговой коробки (рис. 4, а), у современных монотремат утрачен, а у териевых млекопитающих сильно уменьшен, и от эпиптеригойда остается только его квадратная ветвь (рис. 4, б, в). У современных монотремат эпиптеригойд образуется из небольшой неоморфной lamina ascendens, вырастающей между выходами  $V_2$  и  $V_3$  нервов из переднего конца квадратной ветви эпиптеригойда (рис. 4, б). Среди современных териевых млекопитающих хрящевой восходящий отросток в редуцированном виде сохраняется впереди выхода  $V_2$  нерва у некоторых сумчатых (рис. 4, в). У остальных териевых вместо него развивается неоморфная lamina ascendens между выходами  $V_2$

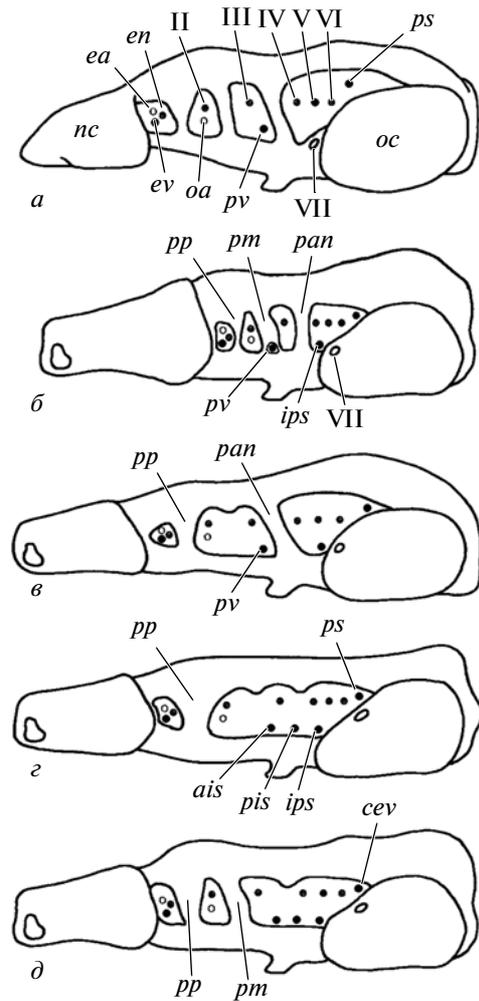
и  $V_3$  нервов (рис. 4, в), как у монотремат. Разница заключается только в том, что у териевых остатки эпиптеригойда сливаются с lamina obturans и образуют большой алисфеноид, а у монотремат lamina obturans срастается со слуховой капсулой, образуя переднюю пластину каменной кости, а остатки эпиптеригойда остаются отдельными. Эта разница объясняется направлением окостенения lamina obturans: в переднем направлении у монотремат и в заднем у териевых (белая стрелка на рис. 3, з, д). Хрящевые закладки могут срастаться только на ранних стадиях окостенения, поэтому при завершении этого процесса на переднем конце мозговой коробки эпиптеригойд (алисфеноид) монотремат не включается в мозговую коробку, а у териевых процесс окостенения начинается с включения остатков эпиптеригойда.

Первичная мозговая коробка млекопитающих образована хрящевым черепом (chondrocranium) и твердой мозговой оболочкой (dura mater). В связи с увеличением мозга в разных группах млекопитающих независимо формировалась вторичная, более латеральная мозговая оболочка (De Beer, 1937; Moore, 1981; Kuhn, Zeller, 1987; Wible, Rougier, 2000). Новое экстрадуральное пространство, между первичной и вторичной стенками мозговой коробки, называется *sacrum epipteriscum* (Gaupp, 1902, 1905). В нем располагаются ганглии тройничного и лицевого нервов и проходят другие черепные нервы и кровеносные сосуды. Сосуды и черепные нервы проникают из мозговой полости в *sacrum epipteriscum* или обратно через щели между вертикальными стойками хондрокраниума (рис. 5). У предков млекопитающих, как и у современных завропсид, очевидно было три таких стойки: преоптическая (*pila preoptica*), заоптическая (*pila metoptica*) и предушная (*pila antotica*) (De Beer, 1926, 1937; Starck, 1967, 1978; Kuhn, 1971; Moore, 1981; Kuhn, Zeller, 1987; Zeller, 1989; рис. 5, а). Паттерн редукции вертикальных хрящевых стоек различается в разных группах млекопитающих (рис. 5). У монотремат исчезает *pila metoptica* (рис. 5, в), у сумчатых – *pila metoptica* и *pila antotica* (рис. 5, з), у плацентарных – *pila antotica* (рис. 5, д) (Gaupp, 1908; De Beer, 1937; Starck, 1967; Kuhn, 1971; Kuhn, Zeller, 1987; Maier, 1987; Zeller, 1989; Wible, Rougier, 2000). Важно, что мультитуберкуляты сохраняют примитивное строение хондрокраниума с тремя вертикальными стойками, как у завропсид (рис. 5, б; Wible, Rougier, 2000). Это позволяет датировать расхождение стволов териевых млекопитающих и монотремат после ответвления мультитуберкулят. Данный вывод противоречит включению *Multituberculata* в кроновую группу *Mammalia*, которое показывает большинство современных филогенетических гипотез (Luo et al., 2002; Kielan-Jaworowska et al., 2004; Yuan et al., 2013; Zhou et al., 2013).

## ОПУСКАТЕЛИ НИЖНЕЙ ЧЕЛЮСТИ

Одним из наиболее фундаментальных аргументов в пользу гипотезы о большой филогенетической дистанции между *Monotremata* и *Theria* является различие мышц, опускающих нижнюю челюсть у представителей этих групп. У териевых млекопитающих опускателем нижней челюсти является двубрюшная мышца (*m. digastricus*), которая имеет комплексное происхождение: ее переднее брюшко происходит из челюстной мускулатуры и иннервируется нижнечелюстной ветвью тройничного нерва (V3), а заднее брюшко происходит из гиоидной мускулатуры и иннервируется лицевым нервом (VII). У монотремат опускатель нижней челюсти (*m. detrahens mandibulae*) является дериватом челюстной мускулатуры и иннервируется нижнечелюстной ветвью тройничного нерва (V3) (Adams, 1919; Hopson, 1966; Parrington, 1974; Татаринов, 2001; Diogo et al., 2008). У современных немаммальных тетрапод опускатель нижней челюсти, депрессор в узком смысле (*m. depressor mandibulae*), происходит из гиоидной мускулатуры (иннервация VII нервом).

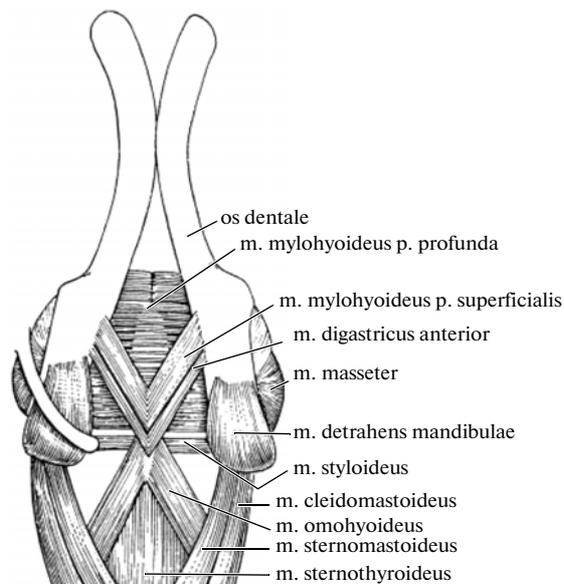
Еще Грегори (Gregory, 1947) предполагал, что своеобразие челюстной мускулатуры монотремат определяется их специализацией. Действительно, механизм открывания рта у монотремат существенно отличается от такового териевых млекопитающих. Детально он описан для ехидны (Murray, 1981). У ехидны роstr находится в чехле плотной соединительной ткани и рот на конце может открываться только в очень незначительных пределах, приблизительно на 5 мм. При этом открывание рта обеспечивается не опусканием нижней челюсти, а вращением ее ветвей в задней части вокруг собственной продольной оси, которое транслируется в небольшое опускание переднего конца зубных костей. Это вращение обеспечивается попеременной работой медиальной и латеральной крыловидных мышц, а сокращение *m. detrahens mandibulae* практически не влияет на открывание рта (Murray, 1981). Возможно, функция *m. detrahens mandibulae* у ехидны заключается в удержании нижнечелюстного мышцелка в челюстном суставе во время вращения зубной кости. Своеобразие челюстного аппарата у ехидны связано с питанием общественными насекомыми, которые перетираются на небе дорсальной стороной языка. Соответственно, у ехидны нет зубов, костное небо очень длинное, и зубная кость редуцирована до тонкой палочковидной структуры. По этим особенностям череп ехидны поразительно конвергентно сходен с черепом муравьедов (Mugmescophagidae). У муравьедов также отсутствует *m. digastricus* в том виде, в котором эта мышца характерна для других териевых млекопитающих: ее переднее брюшко образует переднюю часть *m. sternomandibularis*, связывающую ниж-



**Рис. 5.** Схема эмбрионального хондрокрания генерализированного зауропсида (а), мультитуберкулята (б), монотремата (в), сумчатого (г) и плацентарного (д). Обозначения: *ais* – передний межкавернозный синус; *cev* – капсулотемная вена; *ea* – этмоидная артерия; *en* – решетчатая артерия; *ev* – этмоидная вена; *ips* – нижний каменистый синус; *nc* – носовая капсула; *oa* – глазничная артерия; *oc* – слуховая капсула; *pan* – *pila antotica*; *pis* – задний межкавернозный синус; *pm* – *pila metoptica*; *pp* – *pila preoptica*; *ps* – переднеушной синус; *pv* – гипофизно-глазничная вена; II – зрительный нерв; III – глазодвигательный нерв; IV – блоковый нерв; V – тройничный нерв; VI – отводящий нерв; VII – лицевой нерв.

нюю челюсть с рукояткой грудины, а задняя сохраняется в виде примитивного *m. interhyoideus* (Reiss, 1997).

Утконос, в отличие от ехидны, может открывать рот в более широких пределах. Однако очевидно, что механизм открывания рта у утконоса сходен с таковым ехидны и отличается от простого сагиттального движения других млекопитающих, поскольку его челюсти тесно соединены роговым чехлом, образующим “клюв”. Утконос питается в



**Рис. 6.** Челюстная и шейная мускулатура утконоса *Ornithorhynchus anatinus* (Shaw, 1799), вид с вентральной стороны (по Diogo et al., 2008, рис. 9A).

основном водными беспозвоночными с достаточно мягкими покровами, которые он перетирает роговыми пластинками, заменяющими в онтогенезе провизорные (эмбриональные) зубы. Зубная кость утконоса также редуцирована, хотя в меньшей степени, чем у ехидны. Она сохраняет рудиментарный венечный отросток и массетерную яму. Можно предполагать, что открывание рта у утконоса также происходит путем скручивания ветвей нижней челюсти в задней части. Важно, что передняя половина челюстей утконоса покрыта «клювом», что препятствует размещению здесь *m. mylohyoideus* и передней части *m. digastricus*, которые смещаются назад. В действительности у утконоса состояние двубрюшной мышцы похоже на указанное для муравьедов: заднее брюшко не оформлено (не выделилось из состава *m. styloideus* согласно Diogo et al., 2008) и, соответственно, полного двубрюшного комплекса нет (рис. 6). Таким образом, наименьших допущений требует сценарий, согласно которому предки *Mammalia* обладали только *m. digastricus anterior*. Возможно, *m. detrahens mandibulae* тоже существовал у общих предков современных млекопитающих в виде отдельного пучка *m. adductor mandibulae externus* (Edgeworth, 1935; Kemp, 1979, 1980a). Если это так, то он был утрачен у предков *Theria*, а у монотремат модифицирован в новый опускающий нижнюю челюсть в связи с невозможностью функционирования старого депрессора (*m. digastricus*) при жесткой связи челюстей.

## ПОСТКРАНИАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТ

У немлекопитающих цинодонтов, стволовых млекопитающих (*Morganucodonta*) и мультигуберкулят шейные ребра имеют подвижное синовиальное сочленение с позвонками (Kühne, 1956; Jenkins, 1970, 1971; Jenkins, Parrington, 1976; Kemp, 1980b; Rowe, 1988; Kielan-Jaworowska, Gambaryan, 1994). У современных и меловых териевых млекопитающих шейные ребра сращены с позвонками (Rowe, 1988; Kielan-Jaworowska et al., 2004). Впервые среди териевых такое сращение обнаруживается у *Juramaia* из средней или поздней юры Китая (Luo et al., 2011). У современных монотремат шейные позвонки и ребра срастаются, но долго сохраняется шов между ними (Lessertisseur, Saban, 1967, рис. 348), который исчезает у старых животных. Это обстоятельство приводит к путанице в определении состояния данного признака у монотремат. Обычно (Kielan-Jaworowska, Gambaryan, 1994; Kielan-Jaworowska et al., 2004) говорят о полном срастании. Иногда утверждают, что у утконосов имеет место полное срастание, но его еще нет у *Tachyglossidae* (Hu et al., 1997). По нашим наблюдениям на экз. ЗИН № 19957, у *Tachyglossus aculeatus* шейные ребра полностью сращены с позвонками, без видимого шва. Раннемеловые эутриконодонты (*Jeholodens*, *Yanoconodon*) и симметродонты (*Zhangheotherium*, *Maotherium*) трактовались как имеющие не приросшие шейные ребра, без детального описания этих структур (Hu et al., 1997; Ji et al., 1999; Luo et al., 2007a; Ji et al., 2009). Неизвестно, сохранялось ли у них синовиальное сочленение ребер и шейных позвонков или соединение было шовным. Все или большинство известных экземпляров этих таксонов относятся к молодым или полувзрослым животным, что может объяснять неполное срастание. Базальный кладотерий *Vincelestes* кодируются в матрицах как имеющий слившиеся с позвонками шейные ребра, однако описание его посткраниального скелета не опубликовано.

Позвоночный столб у монотремат состоит из семи шейных, 15–18 грудных, одного–пяти поясничных, двух–четырех крестцовых и 11–20 хвостовых позвонков (Lessertisseur, Saban, 1967; Narita, Kuratani, 2005; Asher et al., 2011; Buchholtz et al., 2012). Соотношение и общее число грудных и поясничных позвонков сильно варьирует, в среднем их 19, но может быть от 17 до 20. Последние грудные позвонки определяются по наличию блуждающих ребер. У утконоса может быть один–три (в среднем два) поясничных позвонка, у ехидны их два–пять (в среднем три; Asher et al., 2011).

В поясничный отдел позвоночника выделяются предкрестцовые позвонки, лишенные свободных ребер (Romer, 1956, 1970). Поэтому, по определению, не может быть поясничных позвонков с

ребрами или поясничных ребер. У немаммальных цинодонтов предкрестцовые позвонки, соответствующие поясничным позвонкам млекопитающих, имели подвижно сочлененные ребра (Jenkins, 1970, 1971). Для некоторых базальных млекопитающих указывается большое число поясничных позвонков за счет неправомерного включения в этот отдел позвонков с подвижными ребрами. У юрского докодонта *Castorocauda* определяется семь поясничных позвонков, первые шесть из которых несут крупные подвижные ребра (Ji et al., 2006). У раннемелового эутриконодонта *Yanoconodon* установлено восемь поясничных позвонков, только последний из них лишен подвижно сочлененного ребра (Luo et al., 2007a). У другого раннемелового эутриконодонта *Jeholodens* определено семь поясничных позвонков и подвижные поясничные ребра (Ji et al., 1999); не ясно, был ли у этого таксона предкрестцовый позвонк без подвижного ребра. “Поясничные” ребра определялись также для раннемелового эутриконодонта *Gobiconodon* (Jenkins, Schaff, 1988). Среди симметродонтов семь поясничных позвонков известны для *Maotherium* (Rougier et al., 2003; Ji et al., 2009); все они лишены подвижных ребер. У другого симметродонта, *Zhangheotherium*, было пять поясничных позвонков, также без ребер (Hu et al., 1997; Luo, Ji, 2005; Li, Luo, 2006). Напротив, у симметродонта *Akidolestes* определяется шесть поясничных позвонков, первые пять из которых несут подвижные ребра (Li, Luo, 2006; Chen, Luo, 2013). Для юрского псевдотрибосфенического млекопитающего *Pseudotribos* определяется 16 грудных позвонков, из которых три последних несут блуждающие ребра, и шесть поясничных позвонков, из которых два передних позвонка имеют подвижные ребра (Luo et al., 2007b). Среди харамийид определяется семь (*Arborharamiya*) или девять (*Megasonus*) поясничных позвонков, часть которых имела подвижные ребра (Zheng et al., 2013; Zhou et al., 2013). Для *Arborharamiya* число предкрестцовых позвонков без подвижных ребер не указано, у *Megasonus* таких позвонков было, видимо, пять, судя по опубликованной реконструкции (Zhou et al., 2013, рис. 1a). У юрского мультитуберкулята *Rugosodon* было шесть поясничных позвонков без подвижных ребер (Yuan et al., 2013). У меловых и палеогеновых мультитуберкулят было семь–восемь поясничных позвонков, также без ребер (Krause, Jenkins, 1983; Kielan-Jaworowska, Gambaryan, 1994).

Приведенный обзор показывает, что у докодонта и эутриконодонта был, очевидно, один настоящий крестцовый позвонк. Один крестцовый позвонк был также у загадочного роющего млекопитающего *Fruitafossor* из поздней юры Северной Америки (Luo, Wible, 2005). Число крестцовых позвонков увеличивается до четырех у *Pseudotribos*, до шести–восемью у мультитуберку-

лят, до пяти–семи у симметродонтов (кроме *Akidolestes*). Большое число поясничных позвонков без ребер известно также для базальных кладотериевых млекопитающих (*Kielan-Jaworowska et al.*, 2004). Таким образом, небольшое число поясничных позвонков у монотремат (в среднем два–три) является плезиоморфным состоянием.

У монотремат межключица, или надгрудинник (*interclavicula, seu episternum*), крупная, подвижно соединена с грудиной и неподвижно – с ключицей. Межключица образуется путем срастания парной латеральной *pars desmalis interclaviculae*, имеющей дермальное происхождение, и непарной медиальной *pars chondralis interclaviculae*, образующейся путем окостенения хряща (Cave, 1970; Klima, 1987). У современных териевых млекопитающих *pars desmalis* полностью утрачена, не обнаруживается даже в онтогенезе (Klima, 1987). *Pars chondralis* срастается с рукояткой грудины (*manubrium*). У сумчатых ключица соединяется с грудиной посредством промежуточного элемента (*praeclavium*), являющегося эмбриональной закладкой проторакоида (Klima, 1987).

Среди мезозойских млекопитающих межключица крупная и неподвижно соединена с ключицей у *Morganucodonta* и шуотериида *Pseudotribos* (Jenkins, Parrington, 1976; Luo et al., 2007b). Межключица имела у докодонта *Haldanodon*, но характер ее связи с ключицей неизвестен (Martin, 2005). У мультитуберкулят, эутриконодонта *Jeholodens* и *Yanoconodon*, симметродонтов *Zhangheotherium*, *Maotherium* и *Akidolestes* межключица сильно уменьшена и подвижно сочленена с ключицей, но еще сохраняется в виде самостоятельного элемента (Ji et al., 1999, 2009; Sereno, 2006; Luo et al., 2007a; Chen, Luo, 2013). У меловых базальных кладотериев (*Vincelestes*) межключица срастается с рукояткой грудины и ключица подвижно соединена с грудиной (Kielan-Jaworowska et al., 2004). Возникновение подвижного сочленения ключицы и межключицы/грудины связано с приобретением парасагиттальной постановки передних конечностей, что могло происходить независимо в разных линиях млекопитающих. Такая возможная гомоплазия уменьшает филогенетическое значение данного признака.

Ость лопатки, переходящая в акромион – отросток для сочленения с ключицей, расположена у монотремат по переднему краю кости и, соответственно, предостная ямка лопатки (*fossa supraspinalis*) обычно не развита. Как индивидуальная вариация, зачаточная предостная ямка может быть у утконоса (Luo, Wible, 2005, рис. 3A). У териевых ость лопатки проходит посередине кости между крупными предостной и заостной ямками (*fossa infraspinalis*). Среди немаммальных цинодонтов зачаточная предостная часть лопатки име-

ется только у трилодонтид, у которых она расположена у позвоночного края лопатки (Sues, Jenkins, 2006). У *Morganucodonta* и *Docodonta* предостная ямка отсутствует (Jenkins, Parrington, 1976; Martin, 2005). Среди мультитуберкулят предостная ямка отсутствует, видимо, у североамериканских форм (McKenna, 1961; Krause, Jenkins, 1983). У азиатских форм имелась зачаточная предостная ямка, расположенная близ гленоидного сустава (Kielan-Jaworowska et al., 2004; Sereno, 2006, рис. 10.3; Hurum, Kielan-Jaworowska, 2008, рис. 4A2). Зачаточная предостная ямка описана, но не обозначена на рисунках для юрского млекопитающего *Fruitafossor* (Luo, Wible, 2005). Хорошо развитая, доходящая до гленоидного сустава, предостная ямка имелась у эутриконодонтов *Gobiconodon* и *Jeholodens*, симметродонтов *Zhangheotherium* и *Akidolestes* и базальных кладотериев *Vincelestes* и *Henkelotherium* (Jenkins, Schaff, 1988; Krebs, 1991; Hu et al., 1997; Ji et al., 1999; Chen, Luo, 2013). Обычно у этих форм предостная ямка узкая, не более половины ширины заостренной ямки, но у *Jeholodens* обе ямки почти равны по ширине (Ji et al., 1999). У меловых териевых млекопитающих предостная ямка по ширине равна или превосходит заостренную ямку (Kielan-Jaworowska et al., 2004). Развитие предостной ямки лопатки, очевидно, также связано с парасагитализацией конечностей.

У монотремат сочленовная впадина плечевого пояса образована лопаткой и полностью сращенным с ней “задним” коракоидом (метакоракоидом) (Vickaryous, Hall, 2006). Метакоракоид контактирует с рукояткой грудины и межключицей; он гомологичен коракоидному отростку (*processus coracoideus*) лопатки териевых млекопитающих. У последних связь метакоракоида с грудной утрачена. “Передний” коракоид (прокоракоид, или эпикоракоид) сохраняется в виде отдельного элемента, соединенного швом с метакоракоидом и налегающего на дорсальную сторону межключицы. Среди мезозойских млекопитающих свободный прокоракоид обнаружен только у *Morganucodonta* (Jenkins, Parrington, 1976). Для *Shuotheriidae* состояние этого элемента неизвестно (Luo et al., 2007b). Строение плечевого пояса у *Pseudotribos* аналогично таковому монотремат и поэтому присутствие прокоракоида у шуотериид весьма вероятно. У докодонта *Haldanodon*, мультитуберкулят, эутриконодонтов *Gobiconodon*, *Jeholodens* и *Yanoconodon*, симметродонтов *Zhangheotherium*, *Maotherium* и *Akidolestes*, базальных кладотериев *Fruitafossor*, *Vincelestes* и *Henkelotherium* и меловых териевых млекопитающих прокоракоид отсутствует (Ji et al., 1999, 2002, 2009; Luo, Wible, 2005; Martin, 2005; Li, Luo, 2006; Sereno, 2006; Luo et al., 2007a). У сумчатых прокоракоид может сохраняться в виде отдельного элемента (*praesclavium*), подвижно сочлененного медиаль-

ным концом с рукояткой грудины, а латеральным — с ключицей (Klima, 1987).

У монотремат и сумчатых млекопитающих в тазовом поясе имеются надлобковые, или предлобковые (“сумчатые”) кости (*epirubis*, seu *prerubis*). К выводковой сумке они не имеют отношения, поскольку имеются у обоих полов и у видов, лишенных сумки (утконос). Их функциональное значение связано с локомоцией и дыханием (Reilly, White, 2003; Reilly et al., 2009, 2010). Среди мезозойских млекопитающих надлобковые кости обнаружены у мультитуберкулят, шуотериид *Pseudotribos*, эутриконодонтов *Gobiconodon*, *Jeholodens* и *Yanoconodon*, чжанхеотериид *Zhangheotherium* и *Maotherium*, спалакотериид *Akidolestes*, базального кладотерия *Henkelotherium*, меловых *Eutheria* и *Metatheria* (Kielan-Jaworowska, 1969, 1975; Krause, Jenkins, 1983; Jenkins, Schaff, 1988; Krebs, 1991; Kielan-Jaworowska, Gambaryan, 1994; Hu et al., 1997; Novacek et al., 1997; Ji et al., 1999, 2002, 2009; Kielan-Jaworowska et al., 2004; Li, Luo, 2006; Luo et al., 2007a, b). Среди немаммиальных цинодонтов надлобковые кости обнаружены только у трилодонтов (Kühne, 1956). Непонятно, были ли они у *Morganucodonta* (Jenkins, Parrington, 1976; Kemp, 1983; Evans, 1984).

У самцов всех трех современных родов монотремат имеется шпора на задней конечности. Наиболее сильно развита шпора у утконоса. В шпоре открывается проток ядовитой железы, расположенной в области голени. У самок утконоса и ехидн шпоры могут присутствовать в рудиментарном виде. Шпора представляет собой роговой шип (*cornu calcaris*) на особом окостенении (*os calcaris*). Это окостенение сочленяется с таранной и большой берцовой костями. Наличие шпоры — примитивный признак, характерный, предположительно, для всех древних млекопитающих с расставленными конечностями (Hurum et al., 2006). Среди мезозойских млекопитающих шпора обнаружена у харамийид, мультитуберкулят, эутриконодонта *Gobiconodon* и симметродонтов *Zhangheotherium*, *Maotherium* и *Akidolestes* (Hurum et al., 2006; Chen, Luo, 2013; Yuan et al., 2013; Zhou et al., 2013).

#### ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ МОНОТРЕМАТ

Анализ основных морфологических особенностей монотремат позволяет вычленировать комплекс признаков, которыми должны были обладать их непосредственные предки: 1) зубная формула с тремя молярами; 2) моляры претрибосфенического типа без протокона; 3) зубная кость с желобом для постдентальных костей; 4) меккелева борозда не ассоциирована с нижнечелюстным отверстием; 5) зубная кость с “ложноугловым” отростком; 6) наковальня плоская, расположена

дорсальнее молоточка; 7) в хондрокрании сохраняется *pila antotica*; 8) боковая стенка мозговой коробки образована передней пластиной проотики; 9) не более двух–трех поясничных позвонков; 10) межключица крупная, подвижно сочленена с грудиной и неподвижно – с ключицей; 11) имеется прокоракоид; 12) лопатка без предостной ямки; 13) имеется плюсневая шпора.

Териевые млекопитающие (*Theria*) наиболее удалены от этого состояния. У них имеется один признак, общий с предками монотремат: зубная формула с тремя молярами. Также у раннемеловых *Eutheria*, у которых сохранялась меккелева борозда, она обычно не ассоциирована с нижнечелюстным отверстием (Kielan-Jaworowska, Dashzeveg, 1989; Ji et al., 2002).

Австралийские раннемеловые *Ausktribosphenida*, которые рассматриваются в качестве наиболее вероятной сестринской группы для *Monotremata* большинством существующих филогенетических гипотез (Luo et al., 2001a, 2002; Kielan-Jaworowska et al., 2004), мало подходят на роль возможных предков этой группы (Rich et al., 2002). Общие признаки *Ausktribosphenida* и *Monotremata* включают зубную формулу с тремя молярами и претрибосфеническое строение моляров, видимо, без протокона. У *Ausktribosphenos* меккелева борозда ассоциирована с нижнечелюстным отверстием, тогда как у *Bishops* она редуцирована и проходит вентральнее отверстия (Rich et al., 1997, 1999, 2001). *Аусктрибосфениды* более продвинуты по сравнению с предполагаемыми предками монотремат по отсутствию желоба для постдентальных костей и наличию настоящего углового, а не “ложноуглового” отростка зубной кости.

У *Dryolestida* число моляров больше трех, моляры не претрибосфенического строения, желоб для постдентальных костей и “ложноугловой” отросток на зубной кости отсутствуют, меккелева борозда ассоциирована с нижнечелюстным отверстием, пять поясничных позвонков, нет межключицы и прокоракоида, лопатка с крупной предостной ямкой (Krebs, 1991; Kielan-Jaworowska et al., 2004). Также *дриолестиды* более продвинуты по сравнению с монотрематами по строению внутреннего уха: улитковый канал более длинный, свернут на 270° (Ruf et al., 2009; Luo et al., 2012).

У *Spalacotheriidae* число моляров также больше трех. Зубная кость без желоба для постдентальных костей и без углового отростка. Меккелева борозда полностью редуцирована у продвинутых форм, у *Spalacotherium* ассоциирована с нижнечелюстным отверстием. Посткраниальный скелет известен только для *Akidolestes* (Li, Luo, 2006; Chen, Luo, 2013). Строение плечевого пояса продвинутое: межключица маленькая, неподвижно сочленена с грудиной и подвижно с ключицей; проко-

ракоид отсутствует; лопатка с крупной предостной ямкой. Для *Akidolestes* указывается шесть поясничных позвонков, пять первых из которых имеют подвижные ребра (Li, Luo, 2006; Chen, Luo, 2013). Таким образом, у этого таксона был один настоящий поясничный позвонок. Плюсневая шпора имеется.

Для *Zhangheotheriidae* также характерно обособление постдентальных костей от нижней челюсти и число моляров, превышающее три. Моляры не трибосфенического строения. Зубная кость без углового отростка. Меккелева борозда, видимо, проходит вентральнее нижнечелюстного отверстия у *Zhangheotherium* (Luo, Ji, 2005). Пять (*Zhangheotherium*) или семь (*Maotherium*) поясничных позвонков. Строение плечевого пояса аналогично таковому у *Akidolestes* (Hu et al., 1997; Luo, Ji, 2005; Chen, Luo, 2013). Есть плюсневая шпора.

*Eutriconodonta* представляют собой сборную группу. *Amphilestidae*, *Gobiconodontidae* и *Jeholodontidae*, очевидно, близки к предкам *Trechnoteria* (Rougier et al., 2007a; Gaetano, Rougier, 2011; Averianov et al., 2013). *Triconodontidae*, видимо, относятся к более базальной радиации млекопитающих; по некоторым особенностям они близки к мультитуберкулятам (Kielan-Jaworowska et al., 2004). У *эутриконодонт*ов число моляров обычно больше трех. Моляры с продольно расположенными бугорками, не трибосфенические. Постдентальные кости обособлены от нижней челюсти; у *Jeholodontidae* могли крепиться к меккелеву хрящу во взрослом состоянии (Luo et al., 2007a; Meng et al., 2011). Наконья расположена позади молоточка (Meng et al., 2011). Зубная кость без углового отростка. Меккелева борозда не ассоциирована с нижнечелюстным отверстием, по крайней мере, у некоторых форм. У *Triconodontidae* в стенке мозговой коробки имеется крупная передняя пластина проотики (Kermack, 1963). Для *Jeholodontidae* указываются семь (*Jeholodens*) или восемь (*Yanocodon*) поясничных позвонков, из которых только последний лишен подвижных ребер (Ji et al., 1999; Luo et al., 2007a). Плечевой пояс *Jeholodontidae* продвинутого типа, как у одновозрастных *Zhangheotheriidae* и *Akidolestes*. Лопатка с крупной предостной ямкой у *Gobiconodon* и *Jeholodens* (Jenkins, Schaff, 1988; Ji et al., 1999). Плюсневая шпора имела, по крайней мере, у *Gobiconodon* (Hurum et al., 2006).

*Multituberculata* близки к *Monotremata* по строению слуховых косточек. В частности, наконья у них маленькая, плоская и расположена дорсальнее молоточка (Meng, Wyss, 1995). В образовании стенки мозговой коробки участвует передняя пластина проотики. Предостная ямка лопатки отсутствует или зачаточная. Плюсневая шпора имела. По другим обсуждаемым призна-

кам мультитуберкуляты резко отличаются от монотремат. У мультитуберкулят не бывает больше двух моляров, которые имеют специфическое строение, с двумя—тремя рядами продольных бугорков. Уже у древнейших юрских мультитуберкулят постдентальные кости полностью отделены от зубной кости и меккелева борозда полностью редуцирована (Yuan et al., 2013). Зубная кость без углового отростка. Поясничных позвонков шесть у юрских форм и семь—восемь у мел-палеогеновых (Krause, Jenkins, 1983; Kielan-Jaworowska, Gambaryan, 1994; Yuan et al., 2013). Межключица сильно уменьшена и подвижно соединена с ключицей (Serenó, 2006). Прокоракоид отсутствует.

У Docodonta количество моляров больше трех; их строение более продвинутое, чем у монотремат, с функциональным аналогом протокона. Сходство с монотрематами включает наличие желоба для постдентальных костей, “ложноуглового” отростка, одного поясничного позвонка (Castrocauda) и межключицы (Haldanodon), строение которой, однако, неизвестно (Martin, 2005), а также отсутствие предостной ямки лопатки. Меккелева борозда ассоциирована с нижнечелюстным отверстием. Прокоракоид отсутствует (Haldanodon).

Среди основных клад мезозойских млекопитающих юрские гондванские Heterosferida обнаруживают максимальное приближение к предковому для монотремат состоянию. Черты сходства с Monotremata включают зубную формулу с тремя молярами, претрибосфеническое строение моляров, очевидно, без протокона, зубную кость с желобом для постдентальных костей и “ложноугловым” отростком и меккелеву борозду, которая проходит вентральнее нижнечелюстного отверстия (Martin, Rauhut, 2005; Rougier et al., 2007b). К сожалению, для хеносферид пока не известно строение черепа и постраниального скелета. По всем другим доступным признакам совпадение с реконструированным предковым состоянием для монотремат полное.

Shuotheriida близки к Monotremata по строению плечевого пояса с крупной межключицей, неподвижно соединенной с ключицей, наличию только трех моляров и желоба для постдентальных костей на зубной кости (Chow, Rich, 1982; Luo et al., 2007b). Строение моляров, однако, псевдотрибосфеническое, с передним талонидом и функциональным аналогом протокона (Wang et al., 1998; Luo et al., 2007b). Меккелева борозда ассоциирована с нижнечелюстным отверстием. “Ложноугловой” отросток зубной кости сильно редуцирован, практически отсутствует. Четыре поясничных позвонка (Pseudotribos).

У Morganucodonta, как и у древнейших монотремат, имеется желоб для постдентальных костей на нижней челюсти, “ложноугловой” отро-

сток зубной кости, крупная межключица, неподвижно сочлененная с ключицей, прокоракоид, а также отсутствует предостная ямка лопатки (Kermack et al., 1973; Jenkins, Parrington, 1976). Черты отличия от монотремат включают число моляров больше трех, их не претрибосфеническое строение и положение меккелевой борозды, которая ассоциирована с нижнечелюстным отверстием.

Приведенный выше обзор показывает, что на роль предков Monotremata лучше всего подходят Heterosferida из средней-поздней юры Аргентины и, возможно, Мадагаскара (Flynn et al., 1999; Rauhut et al., 2002; Martin, Rauhut, 2005; Rougier et al., 2007b). Эта гипотеза привлекательна подходящим геологическим возрастом хеносферид (древнейшие монотрематы известны из раннего мела) и их географическим положением на Гондванском суперконтиненте, где происхождение монотремат наиболее вероятно. Большой свет на филогенетическое положение монотремат могут пролить только новые палеонтологические находки. В заключение хотим отметить, что реконструируемое здесь филогенетическое положение монотремат из всего многообразия предложенных гипотез наиболее близко соответствует выводу Татаринова (2001) об ответвлении этой группы между мorganукодонтами и докодонтами, полученному на основании других аргументов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверьянов А.О., Лопатин А.В. Филогения триконодонтов и симметродонтов и происхождение современных млекопитающих // Докл. АН. 2011. Т. 436. № 2. С. 276—279.
- Агаджанян А.К. Вопросы ранней радиации млекопитающих // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 78—91.
- Ивахненко М.Ф. Эотерапидная гипотеза происхождения Monotremata // Палеонтол. журн. 2009. № 3. С. 3—16.
- Лопатин А.В., Мащенко Е.Н., Аверьянов А.О. и др. Раннемеловые млекопитающие Западной Сибири. 1. Tinodontidae // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 62—72.
- Татаринов Л.П. Современные данные о происхождении монотремат (Mammalia) // Палеонтол. журн. 2001. № 3. С. 86—96.
- Abel O. Neue Untersuchungen über Desmostylus, einen Monotremen aus dem Tertiär der pazifischen Küstenregion // Verhandl. Kais.-Kön. Zool.-Botan. Ges. Wien. 1926. Bd 74. S. 134—138.
- Adams L.A. A memoir on the phylogeny of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates // Ann. New York Acad. Sci. 1919. V. 28. P. 51—166.
- Allin E.F. Evolution of the mammalian middle ear // J. Morphol. 1975. V. 147. P. 403—436.
- Ameghino F. El arco escapular de los edentados y monotremos y el origen reptiloide de estos dos grupos de mamíferos // An. Museo Nacion. Buenos Aires. Ser. 3. 1908. V. 10. P. 1—91.

- Archer M., Flannery T.F., Ritchie A., Molnar R.E.* First Mesozoic mammal from Australia – an Early Cretaceous monotreme // *Nature*. 1985. V. 318. № 6044. P. 363–366.
- Archer M., Jenkins F.A., Hand S.J. et al.* Description of the skull and non-vestigial dentition of a Miocene platypus *Obdurodon dicksoni* n. sp. from Riversleigh, Australia, and the problem of monotreme origins // *Platypus and echidnas* / Ed. M.L. Augee. Sydney: Roy. Zool. Soc. New South Wales, 1992. P. 15–27.
- Archer M., Murray P., Hand S.J., Godthelp H.* Reconsideration of monotreme relationships based on the skull and dentition of the Miocene *Obdurodon dicksoni* // *Mammal phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials* / Eds F.S. Szalay, M.C. McKenna, M.J. Novacek. N.Y.: Springer Verlag, 1993. P. 75–94.
- Asher R.J., Lin K.H., Kardjilov N., Hautier L.* Variability and constraint in the mammalian vertebral column // *J. Evol. Biol.* 2011. V. 24. № 5. P. 1080–1090.
- Averianov A.O., Archibald J.D., Ekdale E.G.* New material of the Late Cretaceous deltatheroidan mammal *Sulestes* from Uzbekistan and phylogenetic reassessment of the metatherian-eutherian dichotomy // *J. Syst. Palaeontol.* 2010a. V. 8. № 3. P. 301–330.
- Averianov A.O., Lopatin A.V., Krasnolutskii S.A., Ivantsov S.V.* New docodontans from the Middle Jurassic of Siberia and reanalysis of Docodonta interrelationships // *Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci.* 2010b. V. 314. № 2. P. 121–148.
- Averianov A.O., Lopatin A.V., Skutschas P.P. et al.* Discovery of Middle Jurassic Mammals from Siberia // *Acta Palaeontol. Pol.* 2005. V. 50. № 4. P. 789–797.
- Averianov A., Martin T., Lopatin A.* A new phylogeny for basal Trechnotheria and Cladotheria and affinities of South American endemic Late Cretaceous mammals // *Naturwiss.* 2013. V. 100. № 4. P. 311–326.
- Bever G.S., Rowe T., Ekdale E.G. et al.* Comment on “Independent origins of middle ear bones in monotremes and therians” (I) // *Science*. 2005. V. 309. № 5740. P. 1492.
- Bininda-Emonds O.R.P., Cardillo M., Jones K.E. et al.* The delayed rise of present-day mammals // *Nature*. 2007. V. 446. № 7135. P. 507–512.
- Buchholtz E.A., Bailin H.G., Laves S.A. et al.* Fixed cervical count and the origin of the mammalian diaphragm // *Evol. Devel.* 2012. V. 14. № 5. P. 399–411.
- Butler P.M.* Docodont molars as tribosphenic analogues (Mammalia, Jurassic) // *Mem. Museum Nat. Hist. Natur. Paris. Ser. C.* 1988. V. 53. P. 329–340.
- Cave A.J.E.* Observations on the monotreme interclavicle // *J. Zool.* 1970. V. 160. № 3. P. 297–312.
- Chen M., Luo Z.-X.* Postcranial skeleton of the Cretaceous mammal *Akidolestes cifellii* and its locomotor adaptations // *J. Mammal. Evol.* 2013. V. 20. P. 1–31.
- 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.
- Cope E.D.* The Multituberculata monotremes // *Amer. Natur.* 1888. № 22. P. 259.
- Crompton A.W.* The origin of the tribosphenic molar // *Zool. J. Linn. Soc.* 1971. V. 50. Suppl. 1. P. 65–87.
- Crompton A.W., Jenkins F.A.* Origin of mammals // *Mesozoic mammals: the first two-thirds of mammalian history* / Eds J.A. Lillegraven, Z. Kielan-Jaworowska, W.A. Clemens. Berkeley: Univ. California Press, 1979. P. 59–73.
- Crompton A.W., Kielan-Jaworowska Z.* Molar structure and occlusion in Cretaceous therian mammals // *Studies in the development, function and evolution of teeth* / Eds P.M. Butler, K.A. Joysey. L.: Acad. Press, 1978. P. 249–287.
- Crompton A.W., Luo Z.-X.* Relationships of the Liassic mammals, *Sinoconodon*, *Morganucodon oehleri*, and *Dinnetherium* // *Mammal phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials* / Eds F.S. Szalay, M.J. Novacek, M.C. McKenna. N.Y.: Springer Verlag, 1993. P. 30–44.
- Crompton A.W., Sun A.* Cranial structure and relationships of the Liassic mammal *Sinoconodon* // *Zool. J. Linn. Soc.* 1985. V. 85. P. 99–119.
- Davis B.M.* Evolution of the tribosphenic molar pattern in early mammals, with comments on the “dual-origin” hypothesis // *J. Mammal. Evol.* 2011. V. 18. № 4. P. 227–244.
- De Beer G.R.* Studies on the vertebrate head. II. The orbito-temporal region of the skull // *Quart. J. Microscop. Sci.* 1926. V. 70. P. 263–370.
- De Beer G.R.* The development of the vertebrate skull. Oxford: Clarendon Press, 1937. P. XXIII+552.
- Diogo R., Abdala V., Lonergan N., Wood B.A.* From fish to modern humans – comparative anatomy, homologies and evolution of the head and neck musculature // *J. Anat.* 2008. V. 213. № 4. P. 391–424.
- Doran A.H.G.* Morphology of the mammalian ossicula auditus // *Trans. Linn. Soc. London.* 1878. V. 2. № 7. P. 371–497.
- Edgeworth F.H.* The cranial muscles of vertebrates. Cambridge: Univ. Press, 1935. VIII+493 p.
- Evans S.E.* On the question of epipubic bones in morganucodontids // *J. Paleontol.* 1984. V. 58. № 5. P. 1339.
- Fleischer G.* Evolutionary principles of the mammalian middle ear // *Adv. Anat. Embryol. Cell Biol.* 1978. V. 55. № 5. P. 3–70.
- Flynn J.J., Parrish J.M., Rakotosamimanana B. et al.* A Middle Jurassic mammal from Madagascar // *Nature*. 1999. V. 401. № 6877. P. 57–60.
- Fox R.C.* Molar structure and function in the Early Cretaceous mammal *Pappotherium*: evolutionary implications for Mesozoic Theria // *Can. J. Earth Sci.* 1975. V. 12. № 3. P. 412–442.
- Fox R.C., Meng J.* An X-radiographic and SEM study of the osseous inner ear of multituberculates and monotremes (Mammalia): implications for mammalian phylogeny and the evolution of hearing // *Zool. J. Linn. Soc.* 1997. V. 121. № 3. P. 249–291.
- Gaetano L.C., Rougier G.W.* New materials of *Argentoconodon fariatorum* (Mammaliaformes, Triconodontidae) from the Jurassic of Argentina and its bearing on triconodont phylogeny // *J. Vertebr. Paleontol.* 2011. V. 31. № 4. P. 829–843.
- Gambaryan P.P., Kielan-Jaworowska Z.* Masticatory musculature of Asian taeniolabidoid multituberculate mammals // *Acta Palaeontol. Pol.* 1995. V. 40. № 1. P. 45–108.

- Gaudin T.J., Wible J.R., Hopson J.A., Turnbull W.D.* Reexamination of the morphological evidence for the cohort Eutheria (Mammalia, Eutheria) // *J. Mammal. Evol.* 1996. V. 3. № 1. P. 1–79.
- Gaupp E.* Über die Ala temporalis des Säugetierschädels und die Regio orbitalis einiger anderer Wiebeltierschädels // *Anat. Hefte.* 1902. Bd 19. S. 155–230.
- Gaupp E.* Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel // *Anat. Anzeiger.* 1905. Bd 27. S. 273–310.
- Gaupp E.* Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichende Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica* // *Denkschr. Med.-Naturwiss. Ges. Jena.* 1908. Bd 6. S. 539–788.
- Gow C.E.* A new skull of *Megazostrodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Elliot Formation (Lower Jurassic) of Southern Africa // *Palaeontol. Afr.* 1986. V. 26. P. 13–26.
- Green H.L.H.H.* The development and morphology of the teeth of *Ornithorhynchus* // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci.* 1937. V. 288. № 555. P. 367–420.
- Gregory W.K.* The monotremes and the palimpsest theory // *Bull. Amer. Museum Natur. History.* 1947. V. 88. P. 1–52.
- Gurovich Y., Beck R.M.D.* The phylogenetic affinities of the enigmatic mammalian clade Gondwanatheria // *J. Mammal. Evol.* 2009. V. 16. № 1. P. 25–49.
- Hopson J.A.* The braincase of the advanced mammal-like reptile *Bienotherium* // *Postilla.* 1964. V. 87. P. 1–30.
- Hopson J.A.* The origin of the mammalian middle ear // *Amer. Zool.* 1966. V. 6. № 3. P. 437–450.
- Hopson J.A.* Synapsid evolution and the radiation of non-eutherian mammals // Major features of vertebrate evolution. Short courses in paleontology / Eds D.R. Prothero, R.M. Schoch. Knoxville, Tennessee: Paleontol. Soc., 1994. P. 190–219.
- Hopson J.A., Rougier G.W.* Braincase structure in the oldest known skull of a therian mammal: implications for mammalian systematics and cranial evolution // *Amer. J. Sci.* 1993. V. 293A. P. 268–299.
- Hu Y.-M., Meng J., Wang Y.-Q., Li C.-K.* Large Mesozoic mammals fed on young dinosaurs // *Nature.* 2005. V. 433. № 7022. P. 149–152.
- Hu Y.-M., Wang Y.-Q., Luo Z.-X., Li C.-K.* A new symmetrodont mammal from China and its implications for mammalian evolution // *Nature.* 1997. V. 390. № 6656. P. 137–142.
- Hurum J.H., Kielan-Jaworowska Z.* Postcranial skeleton of multituberculate mammal *Catopsbaatar* // *Acta Palaeontol. Pol.* 2008. V. 53. № 4. P. 545–566.
- Hurum J.H., Luo Z.-X., Kielan-Jaworowska Z.* Were mammals originally venomous? // *Acta Palaeontol. Pol.* 2006. V. 51. № 1. P. 1–11.
- Hurum J.H., Presley R., Kielan-Jaworowska Z.* Multituberculate ear ossicles // Sixth Symp. on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota. Short Papers / Eds A. Sun, Y. Wang. Beijing: China Ocean Press, 1995. P. 243–246.
- Jenkins F.A.* Occlusion in Docodon (Mammalia, Docodontia) // *Postilla.* 1969. V. 139. P. 1–24.
- Jenkins F.A.* Cynodont postcranial anatomy and the “protherian” level of mammalian organization // *Evolution.* 1970. V. 24. № 1. P. 230–252.
- Jenkins F.A.* The postcranial skeleton of African cynodonts // *Bull. Peabody Museum Natur. History.* 1971. V. 36. P. 1–216.
- Jenkins F.A.* A survey of mammalian origins // *Univ. Tennessee Dep. Geol. Sci. Stud. Geol.* 1984. V. 8. P. 32–47.
- Jenkins F.A., Crompton A.W., Downs W.R.* Mesozoic mammals from Arizona: new evidence on mammalian evolution // *Science.* 1983. V. 222. № 4629. P. 1233–1235.
- Jenkins F.A., Parrington F.R.* The postcranial skeletons of the Triassic mammals *Eozostrodon*, *Megazostrodon* and *Erythrotherium* // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci.* 1976. V. 273. № 926. P. 387–431.
- Jenkins F.A., Schaff C.R.* The Early Cretaceous mammal *Gobiconodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Cloverly Formation in Montana // *J. Vertebr. Paleontol.* 1988. V. 8. № 1. P. 1–24.
- Ji Q., Luo Z.-X., Ji S.-A.* A Chinese triconodont mammal and mosaic evolution of mammalian skeleton // *Nature.* 1999. V. 398. № 6725. P. 326–330.
- Ji Q., Luo Z.-X., Yuan C.-X. et al.* The earliest known eutherian mammal // *Nature.* 2002. V. 416. № 6883. P. 816–822.
- 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.
- Ji Q., Luo Z.-X., Zhang X. et al.* Evolutionary development of the middle ear in Mesozoic therian mammals // *Science.* 2009. V. 326. № 5950. P. 278–281.
- Kemp T.S.* The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci.* 1979. V. 285. № 1005. P. 73–122.
- Kemp T.S.* Aspects of the structure and functional anatomy of the Middle Triassic cynodont *Luangwa* // *J. Zool.* 1980a. V. 191. № 2. P. 193–239.
- Kemp T.S.* The primitive cynodont *Procynosuchus*: structure, function and evolution of the postcranial skeleton // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci.* 1980b. V. 288. № 1027. P. 217–258.
- Kemp T.S.* The relationships of mammals // *Zool. J. Linn. Soc.* 1983. V. 77. № 4. P. 353–384.
- Kermack K.A.* The cranial structure of the triconodonts // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci.* 1963. V. 246. № 727. P. 83–103.
- Kermack K.A., Kielan-Jaworowska Z.* Therian and non-therian mammals // *Zool. J. Linn. Soc. London.* 1971. V. 50. Suppl. 1. P. 103–115.
- Kermack K.A., Mussett F.* The jaw articulation of the Docodontia and the classification of Mesozoic mammals // *Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci.* 1958. V. 149. № 935. P. 204–215.
- Kermack K.A., Mussett F., Rigney H.W.* The lower jaw of *Morganucodon* // *Zool. J. Linn. Soc.* 1973. V. 53. P. 87–175.
- Kielan-Jaworowska Z.* Discovery of a multituberculate marsupial bone // *Nature.* 1969. V. 222. № 5198. P. 1091–1092.
- Kielan-Jaworowska Z.* Possible occurrence of marsupial bones in Cretaceous eutherian mammals // *Nature.* 1975. V. 255. № 5511. P. 698–699.

- Kielan-Jaworowska Z.* Interrelationships of Mesozoic mammals // *Histor. Biol.* 1992. V. 6. P. 185–202.
- Kielan-Jaworowska Z.* Characters of multituberculates neglected in phylogenetic analyses of early mammals // *Lethaia*. 1997. V. 29. № 3. P. 249–266.
- Kielan-Jaworowska Z., Cifelli R.L., Luo Z.-X.* Alleged Cretaceous placental from down under // *Lethaia*. 1998. V. 31. № 3. P. 267–268.
- 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.
- Kielan-Jaworowska Z., Crompton A.W., Jenkins F.A.* The origin of egg-laying mammals // *Nature*. 1987. V. 326. № 6116. P. 871–873.
- Kielan-Jaworowska Z., Dashzeveg D.* Eutherian mammals from the Early Cretaceous of Mongolia // *Zool. Scripta*. 1989. V. 18. P. 347–355.
- Kielan-Jaworowska Z., Gambaryan P.P.* Postcranial anatomy and habits of Asian multituberculate mammals // *Fossils and Strata*. 1994. V. 36. P. 1–92.
- Kielan-Jaworowska Z., Presley R., Poplin C.M.* The cranial vascular system in taeniolabidoid multituberculate mammals // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci.* 1986. V. 313. № 1164. P. 525–602.
- Klima M.* Early development of the shoulder girdle and sternum in marsupials (Mammalia: Metatheria) // *Adv. Anat. Embryol. Cell Biol.* 1987. V. 109. P. 1–91.
- Krause D.W., Jenkins F.A.* The postcranial skeleton of North American multituberculates // *Bull. Museum Compar. Zool.* 1983. V. 150. P. 199–246.
- Krebs B.* Das Skelett von *Henkelotherium guimarotae* gen. et sp. nov. (Eupantotheria, Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal // *Berl. Geowiss. Abh. A. Geol. Palaeontol.* 1991. Bd 133. S. 1–121.
- Kuhn H.-J.* Die Entwicklung und Morphologie des Schädels von *Tachyglossus aculeatus* // *Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges.* 1971. Bd 528. S. 1–192.
- Kuhn H.-J., Zeller U.* The cavum epiptericum in monotremes and therian mammals // *Mammalia Depicta*. 1987. Hf. 13. P. 51–70.
- Kühne W.G.* The Liassic therapsid *Oligokyphus*. L.: Brit. Museum (Natur. History), 1956. X+149 p.
- Kühne W.G.* The systematic position of monotremes reconsidered (Mammalia) // *Z. Morphol. Tiere*. 1973. Bd 75. № 1. S. 59–64.
- Kühne W.G.* On the Marsupionta, a reply to Dr. Parrington // *J. Natur. History*. 1977. V. 11. P. 225–228.
- Leche W.* Zur Frage nach der stammesgeschichtlichen Bedeutung des Milchgebisses bei den Säugetieren. 1. Zoologische Jahrbücher // *Abt. Syst. Ökol. Geogr. Tiere*. 1910. Bd 28. № 4. S. 449–456.
- Lessorisseur J., Saban R.* Squelette axial // *Traité de zoologie. Anatomie, systématique, biologie*. T. XVI. Mammifères. Fasc. I. Téguments et squelette / Ed. P.-P. Grassé. P.: Masson et Cie, 1967. P. 584–708.
- Li G., Luo Z.-X.* A Cretaceous symmetrodont therian with some monotreme-like postcranial features // *Nature*. 2006. V. 439. № 7073. P. 195–200.
- Luckett W.P., Zeller U.* Developmental evidence for dental homologies in the monotreme *Ornithorhynchus* and its systematic implications // *Z. Säugetierkunde*. 1989. Bd 54. № 4. S. 193–204.
- Luo Z.-X.* Developmental patterns in Mesozoic evolution of mammal ears // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2011. V. 42. P. 355–380.
- Luo Z.-X., Chen P., Li G., Chen M.* A new eutriconodont mammal and evolutionary development in early mammals // *Nature*. 2007a. V. 446. № 7133. P. 288–293.
- Luo Z.-X., Cifelli R.L., Kielan-Jaworowska Z.* Dual origin of tribosphenic mammals // *Nature*. 2001a. V. 409. № 6816. P. 53–57.
- Luo Z.-X., Crompton A.W., Sun A.* A new mammaliaform from the Early Jurassic of China and evolution of mammalian characteristics // *Science*. 2001b. V. 292. № 5521. P. 1535–1540.
- Luo Z.-X., Ji Q.* New study on dental and skeletal features of the Cretaceous “symmetrodontan” mammal *Zhanghetotherium* // *J. Mammal. Evol.* 2005. V. 12. № 3/4. P. 337–357.
- Luo Z.-X., Ji Q., Yuan C.-X.* Convergent dental adaptations in pseudo-tribosphenic and tribosphenic mammals // *Nature*. 2007b. V. 450. № 7166. P. 93–97.
- 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.
- Luo Z.-X., Ruf I., Martin T.* The petrosal and inner ear of the Late Jurassic cladotherian mammal *Dryolestes leiriensis* and implications for ear evolution in therian mammals // *Zool. J. Linn. Soc.* 2012. V. 166. № 2. P. 433–463.
- Luo Z.-X., Wible J.R.* A Late Jurassic digging mammal and early mammalian diversification // *Science*. 2005. V. 308. № 5718. P. 103–107.
- Luo Z.-X., Yuan C.-X., Meng Q.-J., Ji Q.* A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals // *Nature*. 2011. V. 476. № 7361. P. 442–445.
- Macrini T.E., Rougier G.W., Rowe T.B.* Description of a cranial endocast from the fossil mammal *Vincelestes neuquenianus* (Theriiformes) and its relevance to the evolution of endocranial characters in therians // *Anat. Rec.* 2007. V. 290. № 7. P. 875–892.
- Maier W.* The ontogenetic development of the orbitotemporal region in the skull of *Monodelphis domestica* (Didelphidae, Marsupialia) and the problem of the mammalian alisphenoid // *Mammalia Depicta*. 1987. Hf. 13. S. 71–90.
- Maier W.* Ala temporalis and alisphenoid in therian mammals // *Trends in vertebrate morphology* / Ed. H. Splechtina, H. Hilgers. Stuttgart: Fischer, 1989. P. 396–400.
- Martin T.* Postcranial anatomy of *Haldanodon expectatus* (Mammalia, Docodonta) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Portugal and its bearing for mammalian evolution // *Zool. J. Linn. Soc.* 2005. V. 145. № 2. P. 219–248.
- Martin T., Rauhut O.W.M.* Mandible and dentition of *Asfaltomylos patagonicus* (Australosphenida, Mammalia) and the evolution of tribosphenic teeth // *J. Vertebr. Paleontol.* 2005. V. 25. № 2. P. 414–425.
- McKenna M.C.* On the shoulder girdle of the mammalian subclass Allotheria // *Amer. Museum Novit.* 1961. № 2066. P. 1–27.
- McKenna M.C.* Towards a phylogenetic classification of the Mammalia // *Phylogeny of the Primates* / Eds W.P. Luckett, F.S. Szalay. N.Y.: Plenum Press, 1975. P. 21–46.

- Meng J.* The stapes of *Lambdopsalis bulla* (Multituberculata) and transformational analyses on some stapedial features in Mammaliaformes // *J. Vertebr. Paleontol.* 1992. V. 12. № 4. P. 459–471.
- Meng J., Hu Y.-M., Wang Y.-Q., Li C.-K.* The ossified Meckel's cartilage and internal groove in Mesozoic mammaliaformes: implications to origin of the definitive mammalian middle ear // *Zool. J. Linn. Soc.* 2003. V. 138. № 4. P. 431–448.
- Meng J., Hu Y.-M., Wang Y. et al.* A Mesozoic gliding mammal from northeastern China // *Nature.* 2006. V. 444. № 7121. P. 889–893.
- Meng J., Wang Y., Li C.-K.* Transitional mammalian middle ear from a new Cretaceous Jehol eutriconodont // *Nature.* 2011. V. 472. № 7342. P. 181–185.
- Meng J., Wyss A.R.* Monotreme affinities and low-frequency hearing suggested by multituberculata ear // *Nature.* 1995. V. 377. № 6545. P. 141–144.
- Miao D., Lillegraven J.A.* Discovery of three ear ossicles in a multituberculata mammal // *Nat. Geogr. Res.* 1986. V. 2. № 4. P. 500–507.
- Moore W.J.* The mammalian skull. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1981. P. XI+369.
- Murray P.F.* A unique jaw mechanism in the echidna, *Tachyglossus aculeatus* (Monotremata) // *Austral. J. Zool.* 1981. V. 29. № 1. P. 1–5.
- Musser A.M., Archer M.* New information about the skull and dentary of the Miocene platypus *Obdurodon dicksoni*, and a discussion of ornithorhynchid relationships // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci.* 1998. V. 353. № 1372. P. 1063–1079.
- Narita Y., Kuratani S.* Evolution of the vertebral formulae in mammals: a perspective on developmental constraints // *J. Exper. Zool. Pt B. Mol. Develop. Evol.* 2005. V. 304. № 2. P. 91–106.
- Novacek M.J., Rougier G.W., Wible J.R. et al.* Epipubic bones in eutherian mammals from the Late Cretaceous of Mongolia // *Nature.* 1997. V. 389. № 6650. P. 483–486.
- Novacek M.J., Wyss A.R.* Origin and transformation of the mammalian stapes // *Contrib. Geol. Univ. Wyoming.* 1986. Spec. Pap. № 3. P. 35–53.
- O'Leary M.A., Bloch J.I., Flynn J.J. et al.* The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals // *Science.* 2013. V. 339. № 6120. P. 662–667.
- Parrington F.R.* The angular process of the dentary // *Ann. Mag. Natur. History. Ser. 13.* 1959. V. 2. № 20. P. 505–512.
- Parrington F.R.* The problem of the origin of the monotremes // *J. Natur. History.* 1974. V. 8. № 4. P. 421–426.
- Pascual R., Goin F.J.* Non-tribosphenic Gondwana mammals, and the alternative development of molars with a reversed triangle cusp pattern // VII Intern. Symp. on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. Publ. Espec. Asoc. Paleontol. Argent. 2001. № 7. P. 157–162.
- Pascual R., Goin F.J., Balarino L., Udrizar D.E.* New data on the Paleocene monotreme *Monotrematum sudamericanum*, and the convergent evolution of triangulate molars // *Acta Palaeontol. Pol.* 2002. V. 47. P. 487–492.
- 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.
- Poulton E.B.* True teeth in the young *Ornithorhynchus paradoxus* // *Proc. Roy. Soc. London.* 1888. V. 43. P. 353–356.
- Poulton E.B.* The true teeth and horny plates of *Ornithorhynchus* // *Quart. J. Microscop. Sci.* 1889. V. 29. P. 9–48.
- Presley R.* The braincase in Recent and Mesozoic therapsids // *Mem. Soc. Géol. France. N.S.* 1980. V. 139. P. 159–162.
- Presley R.* Alisphenoid equivalents in placentals, marsupials, monotremes and fossils // *Nature.* 1981. V. 294. № 5842. P. 668–670.
- Presley R., Steel F.L.D.* On the homology of the alisphenoid // *J. Anat.* 1976. V. 121. № 3. P. 441–459.
- Prothero D.R.* New Jurassic mammals from Como Bluff, Wyoming, and the interrelationships of non-tribosphenic Theria // *Bull. Amer. Museum Natur. History.* 1981. V. 167. P. 281–325.
- Rauhut O.W.M., Martin T., Ortiz-Jaureguizar E.O., Puerta P.F.* A Jurassic mammal from South America // *Nature.* 2002. V. 416. № 6877. P. 165–168.
- Reilly S.M., McElroy E.J., White T.D.* Abdominal muscle function in ventilation and locomotion in new world opossums and basal eutherians: breathing and running with and without epipubic bones // *J. Morphol.* 2009. V. 270. № 8. P. 1014–1028.
- Reilly S.M., McElroy E.J., White T.D. et al.* Abdominal muscle and epipubic bone function during locomotion in Australian possums: insights to basal mammalian conditions and eutherian-like tendencies in *Trichosurus* // *J. Morphol.* 2010. V. 271. № 4. P. 438–450.
- Reilly S.M., White T.D.* Hypaxial motor patterns and the function of epipubic bones in primitive mammals // *Science.* 2003. V. 299. № 5605. P. 400–402.
- Reiss K.Z.* Myology of the feeding apparatus of myrmecophagid anteaters (Xenarthra: Myrmecophagidae) // *J. Mammal. Evol.* 1997. V. 4. № 2. P. 87–117.
- Rich T.H.V., Flannery T.F., Trusler P. et al.* A second tribosphenic mammal from the Mesozoic of Australia // *Rec. Queen Victoria Museum.* 2001. V. 110. P. 1–9.
- Rich T.H.V., Flannery T.F., Trusler P. et al.* Evidence that monotremes and ausktribosphenids are not sister groups // *J. Vertebr. Paleontol.* 2002. V. 22. № 2. P. 466–469.
- Rich T.H.V., Hopson J.A., Musser A.M.* Independent origins of middle ear bones in monotremes and therians // *Science.* 2005a. V. 307. № 5711. P. 910–914.
- Rich T.H.V., Hopson J.A., Musser A.M. et al.* Response to comments on “Independent origins of middle ear bones in monotremes and therians” // *Science.* 2005b. V. 309. № 5740. P. 1492.
- Rich T.H.V., Vickers-Rich P., Constantine A. et al.* A tribosphenic mammal from the Mesozoic of Australia // *Science.* 1997. V. 278. № 5342. P. 1438–1442.
- Rich T.H.V., Vickers-Rich P., Constantine A. et al.* Early Cretaceous mammals from Flat Rocks, Victoria, Australia // *Rec. Queen Victoria Museum.* 1999. V. 106. P. 1–29.
- Romer A.S.* Osteology of the reptiles. Chicago: Univ. Chicago Press, 1956. XXVII+772 p.

- Romer A.S. The vertebrate body. Philadelphia: W.B. Saunders Co, 1970. VIII+601 p.
- Rougier G.W., Apesteguía S., Gaetano L.C. Highly specialized mammalian skulls from the Late Cretaceous of South America // *Nature*. 2011. V. 479. № 7371. P. 98–102.
- Rougier G.W., Forasiepi A.M., Martinelli A.G. Comment on “Independent origins of middle ear bones in monotremes and therians” (II) // *Science*. 2005. V. 309. № 5740. P. 1492.
- Rougier G.W., Isaji S., Manabe M. An Early Cretaceous mammal from the Kuwajima Formation (Tetori Group), Japan, and a reassessment of triconodont phylogeny // *Ann. Carnegie Museum*. 2007a. V. 76. № 2. P. 73–115.
- Rougier G.W., Ji Q., Novacek M.J. A new symmetrodont mammal with fur impressions from the Mesozoic of China // *Acta Geol. Sin.* 2003. V. 77. № 1. P. 7–14.
- Rougier G.W., Martinelli A.G., Forasiepi A.M., Novacek M.J. New Jurassic mammals from Patagonia, Argentina: a reappraisal of australosphenidan morphology and interrelationships // *Amer. Museum Novit.* 2007b. № 3566. P. 1–54.
- Rougier G.W., Wible J.R. Major changes in the ear region and basicranium of early mammals // *Amniote paleobiology: phylogenetic and functional perspectives on the evolution of mammals, birds and reptiles* / Eds M.T. Carrano, T.J. Gaudin, R.W. Blob, J.R. Wible. Chicago: Univ. Chicago Press, 2006. P. 269–311.
- Rougier G.W., Wible J.R., Hopson J.A. Reconstruction of the cranial vessels in the Early Cretaceous mammal *Vincelestes neuquenianus*: Implications for the evolution of the mammalian cranial vascular system. *J. Vertebr. Paleontol.* 1992. V. 12. № 2. P. 188–216.
- Rougier G.W., Wible J.R., Hopson J.A. Basicranial anatomy of *Priacodon fruitaensis* (Triconodontidae, Mammalia) from the Late Jurassic of Colorado, and a reappraisal of mammaliaform interrelationships // *Amer. Museum Novit.* 1996a. № 3183. P. 1–38.
- Rougier G.W., Wible J.R., Novacek M.J. Middle-ear ossicles of *Kryptobaatar dashzevegi* (Mammalia, Multituberculata): implications for mammaliaform relationships and evolution of the auditory apparatus // *Amer. Museum Novit.* 1996b. № 3187. P. 1–43.
- Rowe T.B. Definition, diagnosis, and origin of Mammalia // *J. Vertebr. Paleontol.* 1988. V. 8. № 3. P. 241–264.
- Rowe T.B., Macrini T.E., Luo Z.-X. Fossil evidence on origin of the mammalian brain // *Science*. 2011. V. 332. № 6032. P. 955–957.
- Rowe T.B., Rich T.H.V., Vickers-Rich P. et al. The oldest platypus and its bearing on divergence timing of the platypus and echidna clades // *Proc. Nat. Acad. Sci.* 2008. V. 105. № 4. P. 1238–1242.
- Ruf I., Luo Z.-X., Wible J.R., Martin T. Petrosal anatomy and inner ear structures of the Late Jurassic *Henkelotherium* (Mammalia, Cladotheria, Dryolestoidea): insight into the early evolution of the ear region in cladotherian mammals // *J. Anat.* 2009. V. 214. P. 679–693.
- Sereno P.C. Shoulder girdle and forelimb in multituberculates: evolution of parasagittal forelimb posture in mammals // *Amniote paleobiology: perspectives on the evolution of mammals, birds, and reptiles* / Eds M.T. Carrano, R.W. Blob, T.J. Gaudin, J.R. Wible. Chicago: Univ. Chicago Press, 2006. P. 315–366.
- Standing S. Gray’s anatomy: the anatomical basis of clinical practice. 40 ed. Elsevier, 2008. XXIV+1452 p.
- Starck D. Le crâne des mammifères // *Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. T. XVI. Mammifères. Fasc. I. Téguments et squelette* / Ed. P.-P. Grassé. P.: Masson et Cie, 1967. P. 405–549.
- Starck D. Das evolutive Plateau Säugetier // *Sonderb. Naturwiss. V. Hamburg*. 1978. Bd 3. S. 7–33.
- Stewart C. On a specimen of the true teeth of *Ornithorhynchus* // *Quart. J. Microscop. Sci.* 1892. V. 33. P. 229–231.
- Sues H.-D., Jenkins F.A. The postcranial skeleton of *Kayentatherium wellsi* from the Lower Jurassic Kayenta Formation of Arizona and the phylogenetic significance of postcranial features in tritylodontid cynodonts // *Amniote paleobiology: perspectives on the evolution of mammals, birds, and reptiles* / Eds M.T. Carrano, T.J. Gaudin, R.W. Blob, J.R. Wible. Chicago: Univ. Chicago Press, 2006. P. 114–152.
- Thomas O. On the dentition of *Ornithorhynchus* // *Proc. Roy. Soc. London*. 1890. V. 46. P. 126–131.
- Vickaryous M.K., Hall B.K. Homology of the reptilian coracoid and a reappraisal of the evolution and development of the amniote pectoral apparatus // *J. Anat.* 2006. V. 208. № 3. P. 263–285.
- Wang Y., Clemens W.A., Hu Y., Li C. 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.
- Wang Y., Hu Y.-M., Meng J., Li C.-K. An ossified Meckel’s cartilage in two Cretaceous mammals and the origin of the mammalian middle ear // *Science*. 2001. V. 294. № 5541. P. 357–361.
- Watson D.M.S. The monotreme skull: a contribution to mammalian morphogenesis // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B*. 1916. V. 207. P. 311–374.
- Westergaard B. A new detailed model for mammalian dentitional evolution // *J. Zool. Syst. Evol.* 1983. Bd 21. № 1. S. 68–87.
- Wible J.R. Origin of Mammalia: the craniodental evidence re-examined // *J. Vertebr. Paleontol.* 1991. V. 11. № 1. P. 1–28.
- Wible J.R., Hopson J.A. Basicranial evidence for early mammal phylogeny // *Mammal phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials* / Eds F.S. Szalay, M.J. Novacek, M.C. McKenna. N.Y.: Springer Verlag, 1993. P. 45–62.
- Wible J.R., Hopson J.A. Homologies of the prootic canal in mammals and non-mammalian cynodonts // *J. Vertebr. Paleontol.* 1995. V. 15. № 2. P. 331–356.
- Wible J.R., Rougier G.W. The cranial anatomy of *Kryptobaatar dashzevegi* (Mammalia, Multituberculata), and its bearing on the evolution of mammalian characters // *Bull. Amer. Museum Natur. History*. 2000. V. 247. P. 1–124.
- Wible J.R., Rougier G.W., Novacek M.J. et al. A mammalian petrosal from the Early Cretaceous of Mongolia: implications for the evolution of the ear region and mammaliaform relationships // *Amer. Museum Novit.* 1995. № 3149. P. 1–19.
- Wible J.R., Rougier G.W., Novacek M.J., McKenna M.C. Earliest eutherian ear region: a petrosal referred to *Prokennalestes* from the Early Cretaceous of Mongolia // *Amer. Museum Novit.* 2001. № 3322. P. 1–44.
- Wilson J.T., Hill J.P. Observations on tooth development in *Ornithorhynchus* // *Quart. J. Microscop. Sci.* 1907. V. 51. P. 137–165.

- Woodburne M.O. Monotremes as pretribosphenic mammals // *J. Mammal. Evol.* 2003. V. 10. № 3. P. 195–248.
- Woodburne M.O., Rich T.H.V., Springer M.S. The evolution of tribospheny and the antiquity of mammalian clades // *Mol. Phylog. Evol.* 2003. V. 28. № 2. P. 360–385.
- Woodburne M.O., Tedford R.H. The first Tertiary monotreme from Australia // *Amer. Museum Novit.* 1975. № 2588. P. 1–11.
- Yuan C.-X., Ji Q., Meng Q.-J. et al. Earliest evolution of multituberculate mammals revealed by a new Jurassic fossil // *Science.* 2013. V. 341. № 6147. P. 779–783.
- Zeller U. Die Entwicklung und Morphologie des Schädels von Ornithorhynchus anatinus (Mammalia: Prototheria: Monotremata) // *Abh. Senckenb. Naturforsch. Ges.* 1989. Bd 545. S. 1–188.
- Zeller U. Ontogenetic evidence for cranial homologies in monotremes and therians, with special reference to Ornithorhynchus // *Mammal phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials* / Eds F.S. Szalay, M.J. Novacek, M.C. McKenna. N.Y.: Springer Verlag, 1993. P. 95–107.
- Zheng X., Bi S., Wang X., Meng J. A new arboreal haramiyid shows the diversity of crown mammals in the Jurassic period // *Nature.* 2013. V. 500. № 7461. P. 199–202.
- Zhou C.-F., Wu S., Martin T., Luo Z.-X. A Jurassic mammaliaform and the earliest mammalian evolutionary adaptations // *Nature.* 2013. V. 500. № 7461. P. 163–167.

## On the Phylogenetic Position of Monotremes (Mammalia, Monotremata)

A. O. Averianov, A. V. Lopatin

Henosferida from the Middle–Upper Jurassic of Western Gondwana is the most probable sister group for monotremes. They share the derived pretribosphenic structure of lower molars combined with the presumably absent protocone on the upper molars and the plesiomorphic retention of postdentary bones and pseudangular process of the lower jaw. In addition, the two groups share the dental formula with three molars and the position of the Meckel's groove, which passes ventral to the mandibular foramen. In the course of subsequent evolution, monotremes acquired the mammalian middle ear with three auditory ossicles independently of therian mammals and multituberculates. Jurassic Laurasian Shuotheriidae are probably a sister group of the Gondwanian clade Henosferida + Monotremata. The Jurassic shuotheriid *Pseudotribos* shows a great plesiomorphic similarity to monotremes in the structure of the pectoral girdle, with a large interclavicle immovably connected to the clavicle. In the lineages leading to therian mammals and multituberculates, the pectoral girdle changed probably independently and in parallel in connection with the establishment of the parasagittal posture of the forelimbs (reduction of the interclavicle, mobile articulation of the interclavicle with clavicle, reduction of the procoracoid, and development of a suprascapular fossa of the scapula) and formation of the mammalian middle ear with three auditory ossicles.

*Keywords:* Mammalia, Monotremata, origin, Mesozoic