

УДК 569.73

## О ПРОИСХОЖДЕНИИ CETARTIODACTYLA: СРАВНЕНИЕ ДАННЫХ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И МОЛЕКУЛЯРНОЙ БИОЛОГИИ

© 2013 г. И. А. Вислобокова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: [ivisl@paleo.ru](mailto:ivisl@paleo.ru)

Поступила в редакцию 17.05.2012 г.

Принята к печати 20.07.2012 г.

Проанализированы данные по филогенетике и ранней эволюции Cetartiodactyla и предложена модель начального этапа их истории. Показано, что корни Cetartiodactyla идут к меловым наземным Eutheria генерализованного типа, а предковой для отрядов Artiodactyla и Cetacea могла быть гипотетическая базальная группа Cetartiodactyla. Дивергенция Artiodactyla-Cetacea и адаптивная радиация Artiodactyla с появлением подотрядов Ruminantia, Tylopoda и Suiformes произошли, по-видимому, в доэоценовое время, ранее 55 млн. л.н. Молекулярное сходство Hippopotamidae и Cetacea отражает общность происхождения Artiodactyla и Cetacea и адаптации к водной среде.

DOI: 10.7868/S0031031X13030124

### ВВЕДЕНИЕ

Изучение геномов современных видов и кластические анализы морфологии ископаемых и современных видов китообразных (отряд Cetacea) и парноногих (отряд Artiodactyla) привели к кардинальным изменениям во взглядах на происхождение и родственные связи этих отрядов и их классификацию. Данные филогенетических исследований позволили говорить о близком родстве Cetacea и Artiodactyla и выделении отряда Cetartiodactyla (Montgelard et al., 1997).

Среди млекопитающих Cetartiodactyla — одна из самых многочисленных и разнообразных групп. Artiodactyla объединяют подотряды Suiformes (свинообразные), Ruminantia (жвачные) и Tylopoda (мозолоногие), а Cetacea — Archaeoceti (древние киты, или археоцеты), Odontoceti (зубатые киты) и Mysticeti (беззубые киты). В современной фауне Cetartiodactyla представлены 22 семействами, более чем 130 родами и 330 видами (Cetacea: 12 семейств, 85 видов; Artiodactyla: 10 семейств, 247 видов). Большое разнообразие группы делает ее удобной моделью для уточнения закономерностей эволюции и отработки методик филогенетических анализов.

Стимулом к усиленному изучению в наше время учеными разных стран родственных связей Artiodactyla и Cetacea послужили два сенсационных открытия 1990-х гг. Одно в области палеонтологии — находки астрагалов древнейших китообразных, которые по строению оказались близки к таковым Artiodactyla, а другое — в области молекулярной биологии. Анализы ДНК современных

млекопитающих показали близкое родство Cetacea и современных бегемотов Hippopotamus (Suiformes). Сходство между китами и бегемотами впервые выявили иммунологические тесты в середине XX в. За последние пятнадцать лет молекулярными филогенетиками, биологами и палеонтологами получено много новых интересных данных.

Ископаемые Artiodactyla и Cetacea принадлежат к числу наиболее хорошо изученных групп. Проведено много сравнительно-морфологических и морфофункциональных исследований, анализируются связи эволюционных изменений с изменениями окружающей среды, образ жизни, пищевые и локомоторные адаптации, структура эмали зубов и костной ткани, особенности обитания по соотношению изотопов в эмали зубов, органы слуха и обоняния, особенности онтогенеза и эмбриогенеза, уточняется стратиграфическое и географическое распространение. Эти исследования дают возможность выяснять родственные отношения и основные направления эволюции, которые отражают пути и этапы адаптаций к различным биотопам и меняющимся условиям среды, прогрессивное усовершенствование одних систем и редукцию других. Значительно пополнились сведения о древнейших Artiodactyla и Cetacea. Несмотря на множество блестящих исследований и ряд сенсационных открытий, единства во взглядах на систематику и филогению Cetartiodactyla нет. Для уточнения происхождения Cetartiodactyla и родственных отношений между таксонами высокого ранга требуются дальнейшие усилия.

Целью настоящей работы было сопоставить результаты филогенетических анализов Cetartiodactyla с данными по базальным группам Artiodactyla и Cetacea и предложить гипотезу о происхождении Cetartiodactyla и родственных отношениях крупных таксонов этой группы с учетом молекулярных и морфологических данных. Особое внимание уделено архаичным Artiodactyla (Dichobunoidea, Diacodexidae, Raoellidae, Archaeomerycidae) и Cetacea (Pakicetidae, Ambulocetidae, Protocetidae) и семейству Hippopotamidae, бесценным основам для реконструкции ранней истории Cetartiodactyla.

Работа выполнена по программам “Проблемы происхождения жизни и становления биосферы” и “Биологическое разнообразие”, при поддержке РФФИ №№ 11-04-00933-а, 11-06-12030-офи-м-2011.

#### КРАТКИЙ ОБЗОР РЕЗУЛЬТАТОВ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ АНАЛИЗОВ

**Молекулярные анализы.** Родственные отношения Cetartiodactyla анализируются на основе изучения ядерной и митохондриальной ДНК (мтДНК) современных видов и предлагаются датировки основных дивергенций.

Все работы показывают близкое родство Cetacea и Hippopotamidae (=Ancodonta) (Gatesy, 1996, 1998; Montgelard et al., 1997; Shimamura et al., 1997; Gatesy et al., 1999; Nikaido et al., 1999; Matthee et al., 2001; Marcot, 2007; Zhou et al., 2011; и др.). Предполагают, что Cetacea и Hippopotamidae имели сестринские отношения (т.е. ближайшего общего предка) и образуют один кластер: Whippomorpha (Hippopotamidae + Cetacea), по-другому Cetancodonta или Cetacodontomorpha (Cetacea + Hippopotamidae). Первые анализы цитохрома b (cytb) и более полные современные анализы показывают, что Cetacea входят в состав Artiodactyla (Irwin, Arnason, 1994; Nikaido et al., 1999; Gatesy et al., 1999, 2002; Matthee et al., 2001; Murphy et al., 2001; Arnason et al., 2004; Zhou et al., 2011; Hassanin et al., 2012; и др.). Многие анализы демонстрируют сестринские отношения Cetancodonta и Ruminantia (Marcot, 2007; Zhou et al., 2011; Hassanin et al., 2012; и др.), т.е. монофилию кластера Cetruminantia (Whippomorpha, Cetacea и Ruminantia). Cetacea, Ruminantia и Hippopotamus имеют некоторые идентичные, одинаково расположенные на хромосоме короткие диспергированные повторы (short interspersed repetitive elements, SINEs), отсутствующие у других млекопитающих, включая Suina (свиней) и Camelidae (верблюдов) (Shimamura et al., 1997, 1999; Nikaido et al., 1999).

В качестве базальной группы Cetartiodactyla в разных схемах выступают: (1) Suina (Matthee et al., 2001; Hassanin et al., 2012), (2) Tylopoda (Camel-

idae) (Gatesy et al., 1999; Nikaido et al., 1999; Murphy et al., 2001; Agnarsson, May-Collado, 2008; Zhou et al., 2011; Hassanin et al., 2012) или (3) Tylopoda + Suina (Arnason et al., 2000; Gatesy et al., 2002). Анализы показывают: (1) сестринские отношения Suiformes (Suina) и Tylopoda (Camelidae) (Arnason et al., 2000; Gatesy et al., 2002); (2) сестринские отношения Suina и Ruminantia (Agnarsson, May-Collado, 2008) или (3) отсутствие сестринских отношений Suina и Ruminantia (Zhou et al., 2011).

Анализ больших матриц дает следующие варианты расположения (arrangement) таксонов и кластеров Cetartiodactyla:

1. (Suina + Tylopoda) + (Cetancodonta + Ruminantia) (Arnason et al., 2000: мтДНК 23 видов; Gatesy et al., 2002: 51 вид);
2. (((Tylopoda((Suina(Cetancodonta + Ruminantia)))) (Price et al., 2005: 290 видов; Marcot, 2007: 16 генетических маркеров 216 таксонов);
3. (((Tylopoda((Cetancodonta(Ruminantia + Suina)))) (Agnarsson, May-Collado, 2008, рис. 1: cytb мтДНК 264 таксонов);
- 4а. (((Tylopoda((Suina + Ruminantia) + (Hippopotamidae + Cetacea))) (Agnarsson, May-Collado, 2008, рис. 2: cytb мтДНК 264 таксонов);
- 4б. (((Camelidae((Suidae(Ruminantia + Cetancodonta)))) (Zhou et al., 2011: ДНК из 110 ортологичных (orthologous, nuclear protein-coding genes) генов от 24 видов);
5. (((Suina((Tylopoda(Whippomorpha + Ruminantia)))) (Hassanin et al., 2012: полные геномы мтДНК (14902 нуклеотидных характеристик) 210 таксонов).

Молекулярные данные хорошо подтверждают монофилию Cetartiodactyla и отдельных групп (Ancodonta, Cetacea, Ruminantia, Suina и Tylopoda), но филогенетическое положение этих групп менее определено и на разных “наиболее парсимоничных деревьях” не совпадает. Противоречивые сигналы в основании Cetartiodactyla получаются не только из-за различий материалов и методов, но и из-за высокого уровня гомоплазии, различий в скорости эволюции разных таксонов, особенностей взятых внешних групп (Hassanin et al., 2012), сложности выявления глубокого родства и возможного генетического сходства аналогичных адаптаций.

По молекулярным данным (Bayesian relaxed clock analyses), начало диверсификации Cetartiodactyla могло относиться к мелу: 81.12 млн. л.н. (Zhou et al., 2011),  $86.8 \pm 11.5$  млн. л.н. (BD-SOFT) или  $142.0 \pm 71.3$  млн. л.н. (BD-HARD) (Hassanin et al., 2012), или к палеоцену –  $58.6 \pm 3.2$  млн. л.н. (UNI-HARD) (Hassanin et al., 2012). Отрядная диверсификация плацентарных млекопитающих произошла предположительно 120–100 млн. л.н.

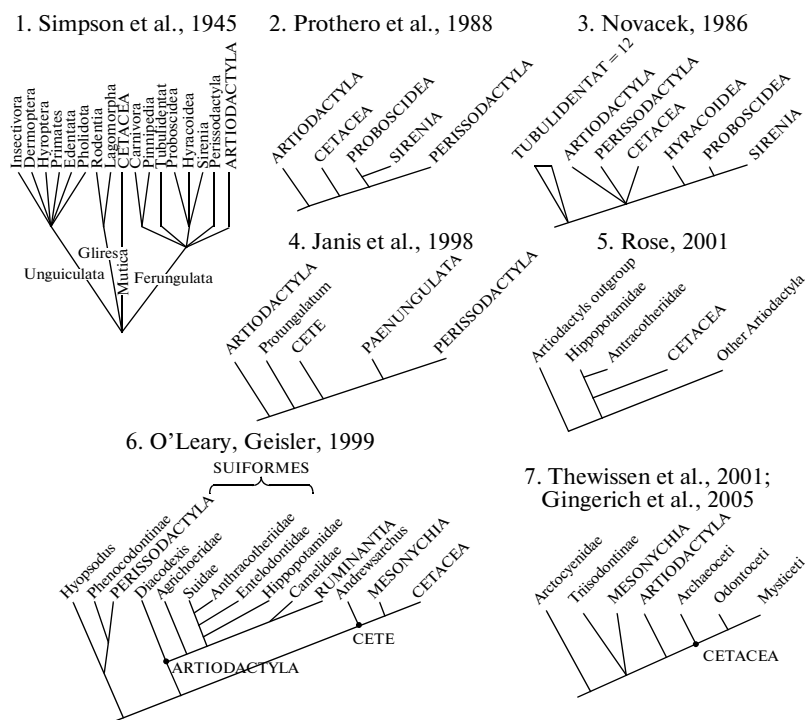


Рис. 1. Родственные отношения крупных таксонов Cetartiodactyla по данным разных исследователей.

(Hedges et al., 1996). Дивергенции между Tylopoda, Suina, Ruminantia и Hippopotamidae охватывали период от позднего мела до начала эоцена (Arnason et al., 2000, 2004; Zhou et al., 2011). Современные линии Cetruminantia, Suina и Tylopoda могли внезапно появиться 52–57 млн. л.н. (если учитывать только значения UNI-HARD) или в интервале 102.2–57.7 млн. л.н. (BD-HARD датировки) (Hassanin et al., 2012).

**Кладистические анализы морфологии.** Для выяснения родственных отношений в группах Cetartiodactyla, Artiodactyla и Cetacea широко применяются кладистические анализы морфологии современных и ископаемых форм. Однако вопросы происхождения Cetartiodactyla, родственных отношений между крупными таксонами и положения Cetacea решаются неоднозначно и остаются актуальными.

Исследования многих палеонтологов-кладистов позволяют предполагать, что парнопалые являются наиболее примитивной группой копытных и ответвились от эутериевого ствола намного раньше, чем клада Cetacea + Mesonychia (=Cete, или Acreodi) (Novacek, 1986, 1992; Prothero et al., 1988; Thewissen, Domning, 1992; Janis et al., 1998) (рис. 1). Часть кладистических анализов показывает отсутствие близкого родства между Mesonychia и Cetartiodactyla и не поддерживает их принадлежность к Cetartiodactyla (Thewissen et al., 2001b, 2007; Geisler, Uhen, 2003; Theodor, Foss, 2005; Geisler et al., 2007), другие выявляют близкое родство

Cetacea с Mesonychia (O'Leary, 1998, 1999; Luo, Gingerich, 1999; и др.).

Некоторые кладистические анализы подтверждают возможность сестринских отношений Cetacea и Artiodactyla (Thewissen, Madar, 1999; Geisler, 2001a, рис. 10A, B; Thewissen et al., 2001b; Theodor, Foss, 2005; Boisserie et al., 2005a) или Cetacea и древнейших азиатских Artiodactyla (эоценовых или более древних) (Luo, 2000). Кладистические анализы показывают общность происхождения Cetacea с разными группами Artiodactyla: (1) Anthracotherioidea (Rose, 2001), (2) Hippopotamidae (Geisler, 2001a, рис. 10C; Thewissen et al., 2001b; Geisler, Uhen, 2003); (3) Entelodontidae или Ruminantia (Naylor, Adams, 2001), (4) Anthracotheriidae + Hippopotamidae (Boisserie et al., 2005a, b) и (5) Raoellidae (Thewissen et al., 2007, 2009). На кладограммах Cetacea и близкородственная им группа Artiodactyla занимают сестринское положение относительно других Artiodactyla, родственные отношения между которыми определяются по-разному.

Первый крупный кладистический анализ современных и ископаемых Artiodactyla выполнили А. Джентри и Дж. Хукер (Gentry, Hooker, 1988). Они считали этот отряд сестринской группой всех остальных Ungulata. Компьютерная обработка 116 характеристик 36 таксонов приблизительно отразила монофилию основных подотрядов. На представленной кладограмме Artiodactyla разветвлялись на две группы, Bunodontia и Seleno-

donia; Hippopotamidae вошли в первую вместе со многими другими Suiformes (Gobiohyus, Raoellidae, Suoidea и др.), а Tylopoda и Ruminantia с частью Suiformes – во вторую. Hippopotamidae оказались значительно отдалены от основания Bunodontia. Положение многих групп зависело от многочисленных реверсий полярности признаков (Gentry, Hooker, 1988). Близкое родство Ruminantia и Camelidae выявляют и другие кладистические анализы морфологических признаков (O’Leary, Geisler, 1999; Geisler, 2001a).

В качестве базальной формы Cetartiodactyla или Artiodactyla нередко выступает Diacodexis pakistanensis Thewissen et al., 1983 (=Gujaratia pakistanensis) (Gentry, Hooker, 1988; Boisserie et al., 2005b). На некоторых схемах в основании Cetartiodactyla стоят Diacodexis и Ruminantia (Boisserie et al., 2005a).

Разные варианты положения таксонов и кластеров Cetartiodactyla получаются и на основе **комбинированных анализов** молекулярных и морфологических данных:

1. (Suina + Tylopoda) + (Cetancodonta + Ruminantia) (O’Leary et al., 2004);

2. ((Ruminantia + Cetacea + Hippopotamidae + (Entelodontidae + Suina) + Tylopoda + Diacodexis + Homacodon + Raoellidae ..... + Amphimeryx) (Geisler, Uhen, 2005: 71 таксон, 208 морфологических и 8 021 молекулярный признак);

3. Camelidae + Suiformes + (((((Anthracotheriidae ((Cebochoeridae ((Raoellidae (Hippopotamidae + Cetacea)))))) + ((Amphirhagatherium (Agriocheridae + Xiphodontoidea) + Ruminantia))))); этой последовательности предшествуют Choeropotamidae, Diacodexis и другие архаичные Suiformes (Geisler et al., 2007: 217 морфологических и 38 040 молекулярных признаков);

4. (((Camelinae(((Suina((Ruminantia(Cetancodonta))))), где Cetancodonta = (Mesonychia + Cetacea) + (Raoellidae + Hippopotamidae) (O’Leary, Gatesy, 2008): 43 вымерших и 28 современных видов, 635 фенотипических признаков и более 40 000 молекулярных);

5. (Camelidamorphia + Suinamorphia + Ruminantiamorphia + Cetancodontamorphia), где Cetancodontamorphia включает Cetancodonta и близкие вымершие виды (Spaulding et al., 2009, рис. 2: 33 современных и 48 вымерших таксонов, 661 фенотипический и 46 587 молекулярных признаков).

Подтверждается монофилия Cetartiodactyla, Ruminantia и Cetacea, близкое родство Hippopotamidae и Cetacea, Ruminantia и Cetancodonta (см. Geisler, Uhen, 2005; Geisler et al., 2007; Spaulding et al., 2009). Чаше, чем в других филогенетических анализах, демонстрируется равное родство между подотрядами Artiodactyla и группой Cetancodonta.

Положение Mesonychia остается неопределенным. На одних схемах Mesonychia – сестринская или предковая группа Cetacea в составе Cetartiodactyla (O’Leary, Gatesy, 2008), а на других – сестринская группа Cetartiodactyla (Geisler, Uhen, 2005). Причем оба эти варианта возможны при анализе одной и той же матрицы из-за нестабильности (нечеткости) отношений между Indohyus и Mesonychia (Spaulding et al., 2009). Анализ только ископаемых форм дает традиционную картину – Cetacea не входят в состав Artiodactyla (Spaulding et al., 2009).

Вид реконструкции зависит от включенных в анализ таксонов, признаков, принимаемых синапоморфий, гомологий и особенностей “ключевых” форм. Так, Д. Гейслер и М. Уэн (Geisler, Uhen, 2005) отмечают влияние неустойчивого положения (характеристик) Raoellidae на проявление множественных политомий и получаемый результат. Без учета Raoellidae и 18 других ископаемых таксонов (включая Diacodexis) базальным (стволовым) к Whippomorpha у них оказался Cebochoerus (Geisler, Uhen, 2005, рис. 3). На другой кладограмме в основании Cetartiodactyla попали Dichobunidae + Choeropotamidae + Diacodexidae + Helohyidae + Leptochoeridae и Cetruminantia; в пределах Cetruminantia кластер Anthracotheriidae + Cebochoeridae + Raoellidae предшествовал кластеру Hippopotamidae + Cetacea (Geisler et al., 2007).

Из вышеизложенного видно, что филогенетические анализы Cetartiodactyla пока дают лишь приблизительные реконструкции родственных отношений таксонов высокого ранга. Получение результата, который отражал бы реальную филогению Cetartiodactyla (и Mammalia в целом), затрудняют неполнота палеонтологической летописи и необходимой генетической информации, недостаточная изученность морфологии и эволюции, ошибки в определении систематической принадлежности отдельных форм и в реконструкциях эволюции отдельных линий и недостатки методологии филогенетики и современных компьютерных методов обработки данных. Широкое распространение в эволюции млекопитающих таких явлений как конвергенция и параллелизмы значительно усложняют решение этой задачи. Возникают противоречия и из-за субъективизма при определении гомологий. Неопределенность результатов, в какой-то мере, является и следствием “шума” из-за использования признаков низших таксонов для анализа родства высших таксонов. На результат влияют и неточности номенклатуры (использование одних и тех же названий для негомологичных признаков и наоборот), которые приводят к ошибкам в кодировке признаков. Необходимо дальнейшее совершенствование методов и баз данных и изучение исторического развития отдельных групп.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ CETARTIODACTYLA

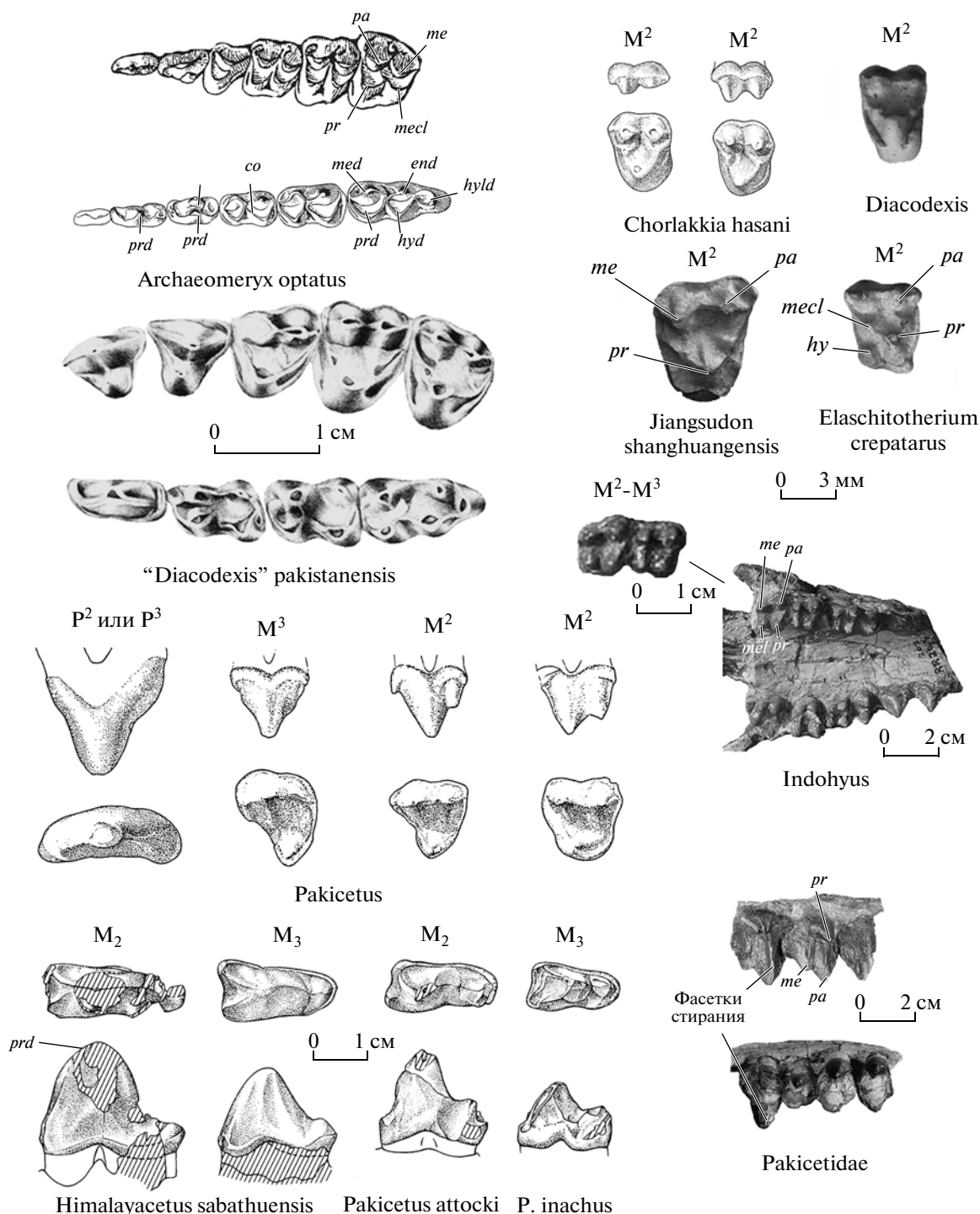
Artiodactyla и Cetacea — морфологически хорошо очерченные группы, которые представляют разные эволюционные направления и известны с раннего эоцена. Среди ранне-среднеэоценовых Artiodactyla есть представители всех трех подотрядов: Suiformes, Ruminantia и Tylopoda. Древние Cetacea принадлежали к одному подотряду Archaeoceti. В середине среднего эоцена (~40 млн. л.н.) на смену ранним Archaeoceti пришли первые морские китообразные (Basilosauridae и Dorudontidae) (Muizon, 2009; Uhen, 2010). Эволюция ранне- и среднеэоценовых Cetartiodactyla протекала в благоприятных условиях теплой биосферы в близком к тропическому и субтропическому климату и сопровождалась значительным увеличением разнообразия мелких и средних форм (Averianov, 1996; Averianov, Erfurt, 1996; Janis et al., 1998; Theodor et al., 2007; Prothero, Foss, 2007; и др.).

**Основные направления ранней эволюции Artiodactyla.** Artiodactyla — многочисленная и разнообразная группа млекопитающих, приспособленных к обитанию в самых разных наземных биотопах. Ранняя эволюция Artiodactyla протекала на фоне дифференциации биотопов, увеличения разнообразия растительных формаций и биотопов, широкого распространения покрытосеменных. У парнопалых хорошо развиты зрение, слух и обоняние. Основные направления их ранней эволюции связаны с дифференциацией и совершенствованием адаптаций к растительности и локомоторных функций, в частности, приспособлений к бегу. Толчок тела вперед у наземных млекопитающих осуществляется, в основном, за счет задних конечностей, а также передних конечностей и сгибательно-разгибательных движений позвоночника. Artiodactyla хорошо отличаются от других млекопитающих, кроме ранних Archaeoceti, параксонией задних конечностей и особым строением голеностопного сустава, энергетически выгодным для повышения скорости и экономичности бега. Астргалы парнопалых имеют двублоковое строение (double pulleyed, с блоками для os tibia и os naviculare), а передние и задние конечности “параксонические”, с осью конечности, проходящей между одинаково хорошо развитыми третьим и четвертым пальцами.

Архетип древнейших Artiodactyla развился из генерализованного типа меловых Eutheria (Vislobokova, Trofimov, 2002). На это указывают особенности строения черепа, зубной системы и скелета. У ряда древнейших парнопалых передние конечности близки к примитивному мезаксоническому типу (с более развитым третьим пальцем), а на астргале имеется “плантарный” блок для os calcaneus. В основании отряда Artiodactyla

могли стоять мелкие “насекомоядно-растительные” формы, от которых произошел широкий спектр растительных, смешанных и всеядных наземных форм, а также немногие полуводные. Ruminantia, Suiformes и Tylopoda представляют три разные эволюционные ветви, появившиеся в результате ранней радиации отряда Artiodactyla. Сходство между ними унаследовано от общих предков и частично приобретено в ходе параллельных адаптаций к близким условиям среды. Отличия между этими ветвями хорошо выражены уже у ранне- и среднеэоценовых видов и прекрасно выявляются на представительном ископаемом материале (череп, зубная система, посткраниальный скелет). Для каждого подотряда характерны определенные наборы ключевых признаков. Менее четкую картину дает исследование фрагментов челюстей или изолированных зубов из-за большого разнообразия форм, сохраняющегося у многих архаичных Artiodactyla сходства с исходным типом и многочисленных параллелизмов, в частности, в развитии селенодонтности, лофодонтности и других особенностей прогрессивной моляризации щечных зубов. Подотрядная принадлежность ряда форм (напр., Irrawademyx), описанных по таким фрагментам, остается неопределенной. Для Artiodactyla характерны пластичность и параллельные изменения экзосоматических органов в разных группах. Кладистический анализ, проведенный с использованием лишь признаков зубов, часто дает искаженную картину родственных отношений. В каждой из основных ветвей Artiodactyla наряду с адаптивными существовали и инадаптивные направления эволюции (Kowalevsky, 1875), а наряду с основными (генеральными) — боковые. Некоторые Suiformes, адаптированные к водному образу жизни (Hippopotamidae, часть Raoellidae), имели черты сходства с Archaeoceti. Для выявления родственных отношений (дивергенций) между отрядами и подотрядами наибольший интерес представляют ранние представители генеральных направлений.

Древнейшие парнопалые генерализованного типа известны из Азии. Это прекрасно представленные в ископаемом состоянии Archaeomyxidae среди Ruminantia и Dichobunidae и Diacodexidae среди Suiformes. Из Азии в раннем и среднем эоцене Artiodactyla расселялись в Европу и Америку, где формировалось много эндемичных форм. В облике и строении Archaeomyx и ранних Suiformes Азии (Diacodexis, Gujaratia, Chorlakkia, Jiangsudon) сохранялось сходство с архаичными меловыми Eutheria (рис. 2, 3). Archaeomyx и Diacodexis были небольшими зверями, с достаточно короткой мордой, пятипалыми передними и четырехпалыми задними конечностями и длинным хвостом.



**Рис. 2.** Зубы архаичных Cetartiodactyla (по Bajpai, Gingerich, 1998; Vislobokova, Trofimov, 2002; Metais et al., 2008; Thewissen et al., 2009). Обозначения: *co* – косой кристид, *end* – энтоконид, *me* – метакон, *mecl* – метаконуль, *med* – метако-  
нид, *hy* – гипокон, *hyd* – гипоконид, *hyld* – гипоконулид, *pa* – паракон, *pacl* – параконуль, *pro* – протокон, *prd* – про-  
токонид.

Архаичное жвачное *Archaeomeryx optatus* Matthew et Granger, 1925 (размером с кошку) из среднего эоцена Китая представлял особый биологический тип, переходный от насекомоядности к растительнойядности и от примитивного рикоше-

тирующего прыжка к прыжково-скоростному бегу, типичному для *Tragulidae*, *Moschidae* и многих оленей. От архаичных *Eutheria* *Archaeomeryx* унаследовал (1) слабое удлинение лицевого отдела, (2) особенности носового отверстия (без харак-

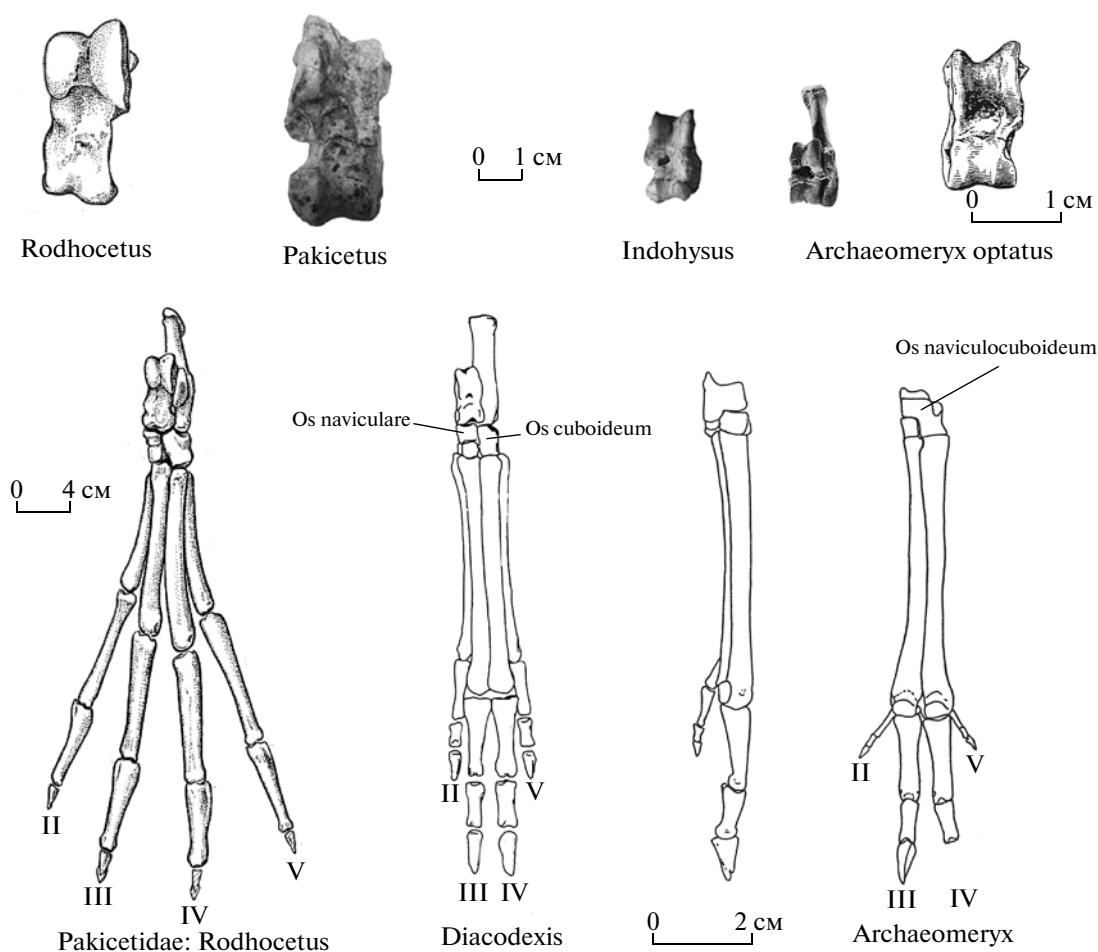


Рис. 3. Стопа и астрагал архайчных Cetartiodactyla (Archaeomeryx, Rodhocetus, Diacodexis, Indohyus, Pakicetus).

терного для более поздних Ruminantia выступания концов носовых костей вперед), (3) близкое к трибосфеническому строение верхних коренных со слабо развитым метаконолем и без гипокона, (4) верхние резцы, сравнительно высокие предкоренные, (5) примитивное строение эмали зубов и (6) элементы стопохождения в передней конечности (Vislobokova, Dmitrieva, 2000; Vislobokova, Trofimov, 2002). Селенодонтность, дорсовентральный изгиб базиподия, слившиеся magnum и trapezoidum, начальные стадии формирования os malleolus и другие прогрессивные признаки этого типа были унаследованы Pесога.

Для раннего и особенно для среднего эоцена Азии характерна широкая дифференциация Suiformes. Все ранне- и среднеэоценовые Suiformes, известные в основном по фрагментам челюстей и зубов, отличались значительным разнообразием строения зубов (от бунодонтно-селенодонтных до бунодонтно-сублофодонтных), и обычно превосходили Ruminantia и Tyloroda по числу бугорков на верхних коренных (до 5–6) и присутствию

дополнительных бугорков на нижних. На верхних коренных, кроме трех основных бугорков (паракона, метакона и протокона), нередко присутствуют параконуль и метаконоуль и гипокон, а на нижних коренных, кроме четырех основных бугорков (метаконида, параконида, энтоконида и гипоконида), — параконид и гипоконулид. Даже у древнейшего Tsaganohyus pecus Kondrashov, Lopatin et Lucas, 2004 из низов среднего эоцена (пачка Бумбан свиты Наран-Булак) Монголии на нижнем M<sup>1</sup>, кроме четырех основных бугорков, есть передний и задний бугорки (paraconid и hypoconulid: Kondrashov et al., 2004).

У всех Suiformes magnum и trapezoidum примитивно не слитые. Близкие к трибосфеническим верхние коренные зубы диакодексид Diacodexis и Jiangsudon из среднего эоцена Китая и дигобуноидей Gujaratia pakistanensis (Thewissen et al., 1983) (=Diacodexis pakistanensis) и Chorlakkia hassani из среднего эоцена Пакистана и Китая не имели расширения лингвальной стороны коронки кзади, выраженного у многих более прогрессивных

Suiformes с развитым гипоконном, в том числе из Европы и Северной Америки (Thewissen et al., 1983; Kumar, Jolly, 1986; Metais et al., 2008). Только у самого древнего *Diacodexis* – *D. antunesi* Estravis et Russel, 1989 (MP7) из нижнего эоцена Португалии гипокон лишь слабо намечен, а гипоконулид очень маленький. По особенностям питания и локомоции эти ранние Suiformes были близки к трагулидам типа *Archaeomegax*. Сходство с архаичными жвачными выявляется и у ранних представителей других более специализированных групп Suiformes (*Raoellidae*, *Anthracotherioidea*). У *Raoellidae* верхние сублофодонтные коренные примитивно четырехбугорчатые. Древнейший представитель *Anthracotheriidae* – *Siamotherium krabiense* из среднего эоцена Таиланда и Мьянмы (Бирмы) имел пятибугорчатые буно-селендонтные верхние коренные и был мелкой листовидно-плодоядной (folivorous-frugivorous) лесной формой, близкой по экологии к современным *Tragulidae*.

**Происхождение Artiodactyla.** Особенности морфологии древнейших *Artiodactyla* свидетельствуют о том, что *Artiodactyla* берут начало от архаичных *Eutheria* и ответвились от эутериевого ствола раньше, чем позднемеловые арктоциониды *Protungulatum* (Novacek, 1986, 1992; Prothero, 1993; Janis et al., 1998; Vislobokova, 1998, 2001; Vislobokova, Trofimov, 2002). Корни отряда уходят в мел, как и предполагали В.О. Ковалевский (Kowalevsky, 1873–1874, 1875) и В. Мэтью (Matthew, 1929, 1934) и о чем свидетельствует ряд цитогенетических и молекулярных анализов (Todd, 1975; Shimamura et al., 1997; Zhou et al., 2011; Hassanin et al., 2012). Принимаемая многими гипотеза Л. Ван Валена (Van Valen, 1966) о происхождении *Artiodactyla* от арктоционид данными сравнительной морфологии не подтверждается.

**Основные направления эволюции Cetacea.** В процессе эволюции *Cetacea* прошли путь от древних мелких полуводных наземных форм до крупных современных обитателей морей и океанов (киты, дельфины и морские свиньи). По своему облику и строению современные *Cetacea* отличаются от всех других млекопитающих и прекрасно адаптированы к водной среде. Череп у них сильно изменен, а тело имеет обтекаемую форму. Глазницы расположены высоко на черепе и сверху сильно перекрыты лобными костями. Звук воспринимается из водной среды толстостенными барабанными пузырями, сращенными с каменной костью. В отличие от древних китов, у современных китов почти или полностью исчезли обонятельные раковины в носовой полости и обонятельные доли мозга. У современных китов основной орган продвижения тела вперед – хвост, крестцовые позвонки модифицированы, задние конечности утрачены или сильно редуцированы, все суставы кисти плоские, почти неподвижные,

число фаланг второго и третьего пальцев иногда увеличено. Кости конечностей китов с выраженным остеосклерозом (утолщенным кортексом). У эмбрионов современных китов (дельфинов) череп имеет нормальное для млекопитающих строение и проявляются начальные стадии формирования задних конечностей (Thewissen et al., 2009). Ранние *Archaeoceti* были хищниками. Обликом они немного походили на древнейших парноногих и сохраняли некоторые адаптации к обитанию на суше, но были крупнее и специализированы к полуводному и водному образу жизни. *Archaeoceti* были разнообразны в эоцене и вымерли около 37 млн. л.н (Vajpai et al., 2009). Последовательный ряд прекрасных находок ранне-среднеэоценовых форм из Пакистана и Индии показал трансформацию *Archaeoceti* в настоящих китов (Thewissen et al., 2001a, b, 2009; Gingerich et al., 2001, 2009).

**Pakicetidae.** Пакицетиды были хищниками прибрежий эпиконтинентальных морей на месте моря Тетис между Евразией и Индо-Пакистаном (Gingerich et al., 1983). Они, возможно, питались рыбой и могли бродить по дну мелких пресноводных водоемов (Vajpai, Gingerich, 1998; O’Leary, Uhen, 1999; Thewissen et al., 2001). Кладистический анализ показал их родство с парноногими (Gatessy, O’Leary, 2001; Thewissen et al., 2001; Geisler et al., 2007). Предполагают, что пакицетиды унаследовали полуводный образ жизни от *Raoellidae*, но большая примитивность зубной системы и ряд других особенностей морфологии противоречат этой гипотезе. Группы принадлежат к разным эволюционным линиям, разошедшимся, по видимому, задолго до эоцена.

У *Pakicetus attockii* из нижнего эоцена формации Кульдана (*Kuldana Formation*) Пакистана, размером с волка, были очень длинные лицевой отдел и нижняя челюсть, длинные конечности и длинный хвост, признаки водных животных (положение орбит близко к крыше черепа, соответствующее соотношение изотопов в зубах, остеосклеротичное строение костей конечностей) и типичное для китов *involucrum* (Thewissen et al., 2001; Madar, 2007). Зубы пакицетид достаточно простые, с высокими острыми бугорками, разделенными глубокими долинками (Gingerich, Russel, 1981). Верхние коренные у *Pakicetus* с тремя заостренными бугорками: крупными протоконом и параконном и небольшим метаконом; нижние коренные с массивным треугольным протоконидом и простым талонидом (Gingerich et al., 1983). *Himalayacetus subathuensis* Vajpai et Gingerich, 1998 из нижнего эоцена формации Субату (*Subathu Formation*, ~53.5 млн. л.н.) Индии имел высокие (“хищнические”)  $M_2$  и  $M_3$  (Vajpai, Gingerich, 1998; Roe et al., 1998). Такое строение зубов пакицетид, говорит о том, что их предок был ближе к генерализованному типу меловых *Eutheria*, чем



известные древнейшие Artiodactyla. Пакицетиды сохранили признаки адаптации к бегу и параксонические конечности (Madar, 2006). С Artiodactyla их сближают двублоковый астрагал и пяточная кость с длинным бугром и узкой косо сидящей фибулярной фасеткой. От более поздних китов пакицетид отличают своеобразное положение и дорсальное направление глазниц, положение носового отверстия на переднем конце морды, присутствие надглазничного канала и слезного отверстия, ряд особенностей строения ушной области, небольшие размеры нижнечелюстного отверстия (как у наземных млекопитающих, а не у более поздних китов). Адаптации к восприятию звука под водой у пакицетид очень слабые. Возможно, они могли воспринимать вибрацию субстрата или звуков при низком положении головы или контакте с землей (ground). У пакицетид нет воздушных ушных синусов, каменистая кость (petrosus, periotic) слабо слита с окружающими костями, хорошо развитая fossa m. tensor tympani говорит о присутствии os malleolus и мембраны (Gingerich et al., 1983; Thewissen et al., 1996, 2001b; Luo, 1998).

**Ambulocetidae.** Близкие к пакицетидам, но более крупные (размером с морского льва) амбулоцетиды, жившие около 48–49 млн. л.н., походили на крокодилов и были достаточно активными морскими хищниками. Лицевой отдел черепа у них очень длинный, глаза смотрели в стороны, нижняя челюсть длинная и низкая (Numella et al., 2006; Thewissen et al., 2009). Амбулоцетиды плавали с помощью мощных задних лап, с дорсовентральными “махами”, и мощного, гибкого хвоста. Кисть и стопа у них сильно увеличены. Кисть имела пять длинных пальцев, а гораздо более крупная стопа – четыре. Первая и вторая фаланги удлинены, особенно на задних конечностях. Лапы, возможно, имели перепонки. Скелет Ambulocetus сохраняет некоторые особенности наземных бегущих и прыгающих млекопитающих (парнопалых) (Thewissen et al., 2001b): лопатка с большой надостной ямкой (fossa supraspinata) и маленьким акромионом, плечевая кость без crista deltopectoralis, крестец из четырех почти слитых позвонков, большеберцовая кость длинная с коротким гребнем tuberositas tibiae и “артиодактильный” голеностопный сустав.

**Protocetidae.** Большое значение для понимания эволюции китов имеют данные о морфологии Artiocetus clavis Gingerich et al., 2001 из Пакистана (47 млн. л.н.) и Rodhocetus balochistanensis Gingerich et al., 2001. В заплюсне cuboid и navicular отдельные (Artiocetus clavis: Gingerich et al., 2001). Кисть Rodhocetus близка к генерализованному плану меловых плацентарных, как и у Diacodexis и ранних антракотериоидей (Rose, 2001). Она пятипалая, мезаксонная, с более развитым третьим пальцем, запястье слабо выгнуто, с асе-

риальным положением карпальных костей, третьи фаланги копытцеобразные. Стопа параксоническая, с необычно длинными первыми и вторыми фалангами, больше приспособлена для обитания в воде, чем на суше (Gingerich et al., 2001). Присутствие ключицы и третьего трохантера на бедренной кости говорит о большей примитивности по сравнению с известными древнейшими парнопальными (Rose, 2001). На суше Rodhocetus передвигался на копытных фалангах второго, третьего и четвертого пальцев передних конечностей и плантарной поверхности задней конечности.

**О происхождении Cetacea и их родстве с Artiodactyla.** Не вызывает сомнений, что Cetacea произошли от наземных млекопитающих (Gingerich et al., 2001; Thewissen et al., 2001; Vajpai et al., 2009). Дж. Симпсон (Simpson, 1945) считал Cetacea особью, aberrантной группой млекопитающих и полагал, что они отошли от ствола Eutheria очень рано, по-видимому, в мелу. Современные палеонтологические данные повышают вероятность этой гипотезы и опровергают гипотезу Л. Ван Валена (Van Valen, 1966) о происхождении Cetacea от Mesonychia или очень близком родстве с ними, а также гипотезу о происхождении Cetacea от Artiodactyla. Сходство Cetacea с Mesonychia, архаичными хищными копытными, скорее всего, конвергентное. Mesonychia – инадаптивная группа, не имевшая отношения к генеральным направлениям эволюции, представленным Cetacea и Artiodactyla.

Впервые о родстве Cetacea и Artiodactyla палеонтологи всерьез заговорили после находок задних конечностей разных Archaeoceti (Thewissen et al., 1998, 2001a; Thewissen, Madar, 1999; Gingerich et al., 2001, 2009; Rose, 2001) и новых находок Suiformes семейства Raoellidae (Thewissen et al., 2007). Сходство в строении костей заплюсны (астрагала, кубовидной и пяточной) парнопалых и эоценовых Archaeoceti заставило некоторых палеонтологов признать, что Cetacea произошли от Artiodactyla (Gingerich et al., 2001; Rose, 2001; Thewissen et al., 2009) и даже предположить, что предки Cetacea походили на современных оленевиков Nyemoschus (Thewissen et al., 2009).

Морфологически и по образу жизни Archaeoceti отличались от древних Artiodactyla и несомненно представляли особое направление эволюции. Archaeoceti имели типичные для китов апоморфии. Признаки сходства с генерализованными меловыми Eutheria и архаичными Artiodactyla сочетаются у них с “китовыми” признаками (в том числе в строении черепа и конечностей). Развитие хищнических адаптаций у Archaeoceti делает их похожими на других хищных млекопитающих, особенно примитивных (Mesonychia). По многим признакам зубной системы и астрагала Archaeoceti были примитивнее всех известных

древнейших Artiodactyla. Ни один из представителей ранних Artiodactyla не подходит на роль предка Archaeoceti. Более вероятной представляется общность происхождения Cetacea и Artiodactyla, как и показал ряд филогенетических морфологических анализов (Thewissen, Madar, 1999; Thewissen et al., 2001b; Gingerich et al., 2001; Theodor, Foss, 2005). Присутствие двублокового астрагала у Archaeoceti может свидетельствовать о происхождении Cetacea и Artiodactyla от общего предка. Большая примитивность астрагала одного из самых древних Archaeoceti – Pakicetus – по сравнению с астрагалами древнейших Artiodactyla говорит о том, что их общий предок имел еще более примитивный двублоковый астрагал (Rose, 2001). Подтверждением общности происхождения Cetacea и Artiodactyla служат и другие признаки, в частности, сходство нижних молочных зубов D<sub>2</sub> и D<sub>3</sub> с дополнительными зубчиками Sebochoerus и Basilosauridae (см. Theodor, Foss, 2005).

#### О сходстве отдельных групп Artiodactyla и отряда Cetacea. Промежуточные группы

Некоторые группы парнопалых (Raoellidae, Hippopotamidae и Anthracotheriidae) адаптированы к полуводному образу жизни и имеют признаки сходства с археоцетами. Но это сходство отражает параллельные адаптации к одинаковым условиям среды, а не принадлежность к одному отряду (Artiodactyla или Cetacea).

Близкое родство отдельных групп Artiodactyla (Raoellidae, Hippopotamidae, Anthracotheriidae + Hippopotomorph) и Cetacea данные сравнительной морфологии не подтверждают. Группы Raoellidae и Hippopotamidae, скорее всего, были промежуточными между Ruminantia и Suiformes и представляли боковые линии эволюции Artiodactyla. Для таких промежуточных групп характерно некоторое смешение (“мозаичность”) признаков, из-за которого бывает трудно определить их систематическую принадлежность. Присутствие промежуточных групп среди Artiodactyla – не редкость: например, Palaeomegacidae между Cervidae и Girafidae, Moschidae между Cervidae и Bovidae и др.

**Raoellidae.** Из ископаемых Artiodactyla род Indohyus семейства Raoellidae имеет наибольшее сходство с Archaeoceti. Raoellidae известны из эоцена Индии, Пакистана и Монголии в интервале 55–45 млн. л.н. Indohyus из среднего эоцена местонахождения Sindhatudi (Кашмир) в Гималаях был размером с енота, имел слегка удлиненную морду, длинный хвост и длинные конечности и, возможно, был околководным (aquatic wader) (Thewissen et al., 2007, 2009; Vajpai et al., 2009). Низкие значения  $\delta^{18}\text{O}$  эмали зубов и остеосклероз конечностей указывают на обитание в воде, а значение  $\delta^{13}\text{C}$  эмали сходно с показателями у назем-

ных млекопитающих из раннего и среднего эоцена Индо-Пакистана (Thewissen et al., 2007). По пищевым адаптациям Indohyus заметно отличался от ранних Cetacea. Скорее всего, он был наземным смешанноядным, но мог использовать и водные ресурсы (растительность, беспозвоночных и др.). К синапоморфиям клады Indohyus и Cetacea относят: involucrum, передне-заднее положение резцов и высокие задние предкоренные (Thewissen et al., 2007, 2009). Два последних признака – плезиоморфные, могли быть унаследованы от меловых Eutheria. Involucrum, по-видимому, не является уникальной чертой Cetacea или одной эволюционной линии Cetartiodactyla. Нельзя исключать его независимое развитие у Indohyus и древних китов. Появление сходных адаптаций к водной среде обитания в разных ветвях Cetartiodactyla вполне вероятно. Например, остеосклероз выражен не только у китов, но и у разных водных и полуводных млекопитающих (бобров, выдр, Hippopotamus и др.). Практически одновременное существование Indohyus и древнейших китов, по мнению Тевиссена и его коллег (Thewissen et al., 2007), служит подтверждением происхождения археоцет от Indohyus. Но оно может быть лишь отражением раннеэоценовых радиаций разных ветвей Cetartiodactyla.

**Hippopotamidae и Anthracotheriidae.** Hippopotamidae сближают с китами лишь специфические морфологические особенности, связанные с адаптациями к водной среде: высокое положение глазниц на черепе, остеосклероз и др. Эти адаптации конвергентно развивались в разных группах позвоночных (например, у крокодилов). Предполагаемые синапоморфии клады Whippotomorph (т.е., Hippopotamidae + Cetacea) не очень надежны. Это – удлинённый лицевой отдел, окончание носовых костей за передним краем глазниц, почти полное отсутствие волос и отсутствие сальных желез (sebaceous glands) (Geisler, Uhen, 2005). Для клады Cetacea, Hippopotamidae и Sebochoeridae тоже предлагаются только слабые синапоморфии (положение засуставного отверстия и мастоида).

По молекулярным данным, Hippopotamidae появились 50.5 млн. л.н. (Zhou et al., 2011). Самые ранние Hippopotamidae найдены в Африке. Еще недавно древнейшим представителем семейства считался Kenyapotamus из среднего миоцена (~15.7 млн. л.н.) Кении, а сейчас это – Morotochoerus из раннего миоцена Уганды (~21 млн. л.н.) (Pickford, 1983; Behrensmeyer et al., 2002; Boisserie et al., 2010; Orliac et al., 2010). Ранние Hippopotamidae отличаются от современных более простыми и бунодонтными зубами. В ходе эволюции у Hippopotamidae, как и у других Suiformes, шло постепенное усложнение строения зубов.

Hippopotamidae считают близкими родственниками Anthracotheriidae (Colbert, 1935; Viret, 1961; Boissarie et al., 2005a, b, 2010; Lihoreau, Ducrocq, 2007; Orliac, 2010), Tayassuidae (Pickford, 1983) или Palaeochoeridae (Pickford, 2008). Одни кладограммы показали, что у Hippopotamidae и Anthracotheriidae был общий предок (Gentry, Hooker, 1988), другие не выявили близость Anthracotheriidae и Hippopotamidae (Geisler, Uhen, 2005; Thewissen et al., 2007; Geisler, Theodor, 2009). Сходство между этими группами может быть и конвергентным (Pickford, 2008). Среди поздних Anthracotheriidae были полуводные формы.

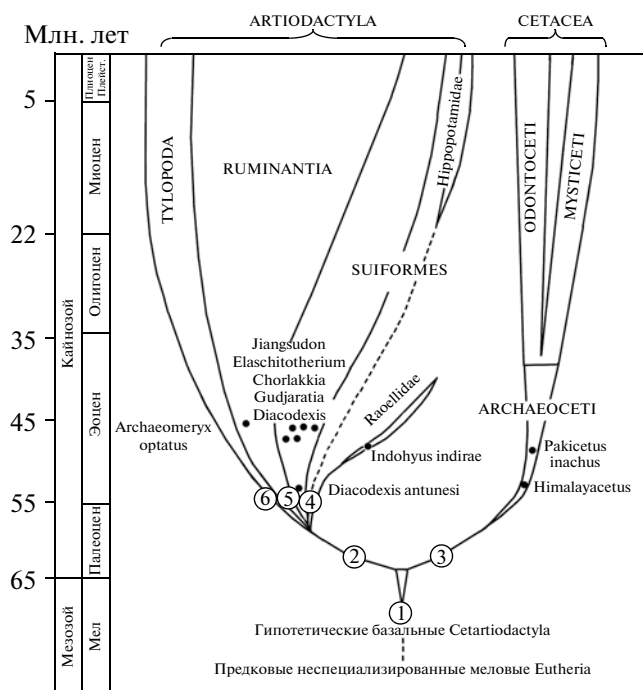
Ряд филогенетических анализов продемонстрировал сестринские отношения между кладой Anthracotheriidae + Hippopotamidae и Cetacea (Boissarie et al., 2005a, b, 2010; Boissarie, 2007). Расщепленный тип пищевых адаптаций и значительная усложненность зубов этих Suiformes не позволяет рассматривать их в качестве предков Cetacea. Сестринские (или близкие к сестринским) отношения между Hippopotamidae, Anthracotheriidae и Archaeoceti могут отражать отдаленное родство этих групп и сходство адаптаций к водной среде.

#### Реконструкция начального этапа эволюции Cetartiodactyla

**Пропущенное звено: о гипотетических предках и ранних радиациях Cetartiodactyla.** Разнообразие китов и парнопалых в раннем эоцене, скорее всего, отражает не практически одновременное появление этих групп на рубеже палеоцена и эоцена или в раннем эоцене, а лишь промежуточный этап их эволюции, связанный с началом широкой экспансии этих групп после поздне мелового кризиса.

Предками Cetartiodactyla могли быть наземные поздне меловые Eutheria генерализованного типа. Artiodactyla и Cetacea, возможно, произошли от гипотетической базальной группы Cetartiodactyla, с близкими к трибосфеническим зубами, очень примитивным двублоковым астрагалом (более примитивным, чем у известных архаичных парнопалых) и копытцеобразными третьими фалангами (рис. 4). Полученные на основе молекулярного анализа датировки времени происхождения Cetartiodactyla, 87 млн. л.н. (Kumar, Hedges, 1998; Hassanin et al., 2012) и 81.12 млн. л.н. (Zhou et al., 2011), и радиации Ruminantia, Suina и Tylopoda до 57.7 млн. л.н. (Shimamura et al., 1997; Hassanin et al., 2012) не кажутся нереальными, как и дивергенция Cetacea и Artiodactyla на рубеже мела и палеогена или в начале кайнозоя (64–65 млн. л.н.) (Vajrai, Gingerich, 1998).

Медленные темпы начальной эволюции генеральных направлений млекопитающих позволяют предполагать, что эоценовые формы Cetacea и



**Рис. 4.** Филогенетическая схема Cetartiodactyla. Основные апоморфии: 1 – примитивный двублоковый астрагал; 2 – прогрессивный “артиодактильный” астрагал (проксимальный и дистальный блоки хорошо развиты, сближены); 3 – астрагал “китового” типа (блоки расположены на значительном расстоянии друг от друга, поперечник нижнего блока почти вдвое меньше поперечника верхнего блока), верхние коренные с тремя бугорками, involucrum; 4 – на верхних коренных обычно не менее пяти бугорков и развит гипокон, сублофодонтность и селенодонтность; 5 – naviculocuboideum, на верхних коренных четыре бугорка и увеличенный метаконуль (на месте гипокона), селенодонтность; 6 – на верхних коренных четыре бугорка и увеличенный метаконуль (на месте гипокона), селенодонтность.

Artiodactyla не являлись начальными формами своих направлений. В доэоценовое время (до 55 млн. л.н.) Artiodactyla и Cetacea не были фоновыми млекопитающими и имели очень ограниченное распространение. Они могли быть очень мелкими примитивными формами (меньше кошки, с мышью и крысу). Возможно, остатки этих животных уже присутствуют в коллекциях, но пока не выявлены или отнесены к другим формам. Следует обратить внимание на поиск черепов и скелетов предковых Artiodactyla и Cetacea в мелу и палеоцене, особенно в Центральной и Южной Азии.

Адаптивная радиация Artiodactyla и появление подотрядов Ruminantia, Suiformes и Tylopoda произошли ранее 56 млн. л.н. В низах нижнего эоцена присутствуют ископаемые формы этих подотрядов. Корни промежуточных групп с амфибийными адаптациями, вероятно, тоже возникли в

результате адаптивной радиации Artiodactyla. Одни из них (Raoellidae) не оставили потомков в современной фауне, другие (Hippopotamidae) слабо представлены ископаемыми формами. Они имеют большее морфологическое сходство с Suiformes и должны быть оставлены в составе этого подотряда.

**О возможном центре происхождения Cetartiodactyla.** Разнообразии Artiodactyla и Cetacea и присутствие ранних представителей генеральных линий в эоцене Азии говорит о том, что центр происхождения Cetartiodactyla, скорее всего, находился здесь. Ранняя эволюция Artiodactyla в Европе и Северной Америке основывалась на эволюции иммигрантов из Азии. Пакистанский центр происхождения (Thewissen et al., 2007) остается гипотетическим, как и предположение об индийском “Ноевом ковчеге” (“Noah’s Ark”) — доэоценовом происхождении Artiodactyla в Индостане и вселении этой группы в Евразию и Северную Америку в раннем эоцене после соединения Индостана с азиатским континентом (Kumar, Jolly, 1986). Пока больше свидетельств о миграции парноногих вместе с другими млекопитающими во время этого события из Азии на территорию Индостана.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Палеонтологические и молекулярные данные действительно свидетельствуют о близком родстве отрядов Artiodactyla и Cetacea и естественности группы Cetartiodactyla, имеющей надотрядный ранг. Морфология архаичных Cetartiodactyla не подтверждает принадлежность Cetacea к Artiodactyla. Предки Cetacea обладали более примитивным строением, чем Raoellidae и другие архаичные Artiodactyla. Оба отряда представляли разные направления эволюции и возникли, по всей видимости, в результате адаптивной радиации от гипотетической базальной группы Cetartiodactyla в конце мезозоя. Предками Cetartiodactyla могли быть меловые мелкие наземные Eutheria генерализованного типа, а первыми Cetartiodactyla — мелкие насекомоядно-растительноядные подвижные грацильные формы. Появление подотрядов Ruminantia, Suiformes и Tylopoda, очевидно, связано с адаптивной радиацией Artiodactyla на рубеже мела и палеоцена или в палеоцене.

Использование молекулярных данных для изучения происхождения и родственных отношений высших таксонов очень перспективно, но пока дает лишь приблизительную картину родственных отношений высших таксонов и не может заменить традиционные палеонтологические исследования. Реконструкция филогении таксонов высокого ранга в молекулярной генетике должна иметь свою специфику. Нужны надежные генетические характеристики высших таксонов и

эффективные способы минимизации влияния гомоплазии на результаты анализов.

Сопоставление молекулярных и палеонтологических данных очень полезно. Палеонтологов оно стимулирует к новым поискам, более углубленному изучению ископаемого материала и осмыслению эволюции, а молекулярных биологов — к совершенствованию методов. Несомненно, совместные усилия молекулярных биологов и палеонтологов будут способствовать дальнейшему прогрессу эволюционной науки.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Agarsson I., May-Collado L.J.* The phylogeny of Cetartiodactyla: the importance of dense taxon sampling, missing data, and the remarkable promise of cytochrome b to provide reliable species-level phylogenies // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2008. V. 48. P. 964–985.
- Arnason U., Gullberg A., Gretasdottir S. et al.* The mitochondrial genome of the sperm whale and a new molecular reference for estimating eutherian divergence dates // *J. Mol. Evol.* 2000. V. 50. P. 569–578.
- Arnason U., Gullberg A., Janke A.* Mitogenic analyses provide new insights into cetacean origin and evolution // *Gene.* 2004. V. 333. P. 27–34.
- Averianov A.O.* Artiodactyla from the Early Eocene of Kyrgyzstan // *Palaeovertebrata.* 1996. V. 25. № 2–4. P. 359–369.
- Averianov A.O., Erfurt J.* Artiodactyla from the Early Eocene of southern Kazakhstan // *Hall. Jb. Geowiss.* 1996. Bd 18. S. 171–178.
- Bajpai S., Gingerich P.D.* A new Eocene Archaeocete (Mammalia, Cetacea) from India and the time of the origin of whales // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1998. V. 95. P. 15464–15468.
- Bajpai S., Thewissen J.G.M., Sahni A.* The origin and early evolution of whales: macroevolution documented on the Indian Subcontinent // *J. Biosci.* 2009. V. 34. № 5. P. 673–686.
- Behrensmeyer A.K., Deino A.L., Hill A. et al.* Geology and geochronology of the Middle Miocene Kipsaramon site complex, Muruyur Beds, Tugen Hills, Kenya // *J. Human. Evol.* 2002. V. 42. P. 11–38.
- Boisserie J.R., Lihoreau F., Brunet M.* The position of Hippopotamidae within Cetartiodactyla // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2005a. V. 102. P. 1537–1541.
- Boisserie J.R., Lihoreau F., Brunet M.* Origins of Hippopotamidae (Mammalia, Cetartiodactyla): towards resolution // *Zool. Scripta.* 2005b. V. 34. № 2. P. 119–143.
- Boisserie J.R., Lihoreau F., Orliac M. et al.* Morphology and phylogenetic relationships of the earliest known hippopotamids (Cetartiodactyla, Hippopotamidae, Kenyapotaminae) // *Zool. J. Linn. Soc. London.* 2010. V. 158. P. 325–366.
- Colbert E.H.* The phylogeny of Indian Suidae and the origin of the Hippopotamidae // *Amer. Museum Novit.* 1935. № 799. P. 1–24.
- Gatesy J.* Molecular evidence for the phylogenetic affinities of Cetacea // *The emergence of whales: Evolutionary pat-*

- terns in the origin of Cetacea. N.Y.: Plenum Press, 1998. P. 63–112.
- Gatesy J., Hayashi C., Cronin M.A., Arctander P.* Evidence from milk casein genes that cetaceans are close relatives of hippopotamid artiodactyls // *Mol. Biol. Evol.* 1996. V. 13. P. 954–963.
- Gatesy J., Matthee C., DeSalle R., Hayashi C.* Resolution of a supertree/supermatrix paradox // *Syst. Biol.* 2002. V. 51. P. 652–664.
- Gatesy J., Milinkovitch M., Waddell V., Stanhope M.* Stability of cladistic relationships between Cetacea and higher-level artiodactyls taxa // *Syst. Biol.* 1999. V. 48. P. 6–20.
- Gatesy J., O'Leary M.A.* Deciphering whale origins with molecules and fossils // *Tr. Ecol. Evol.* 2001. V. 16. P. 562–570.
- Geisler J.H.* New morphological evidence for the phylogeny of Artiodactyla, Cetacea, and Mesonychidae // *Amer. Museum. Novit.* 2001a. № 3344. P. 1–53.
- Geisler J.H.* Possible resolution to the conflict between molecular and morphological evidence for the phylogeny of Artiodactyla // *J. Vertebr. Paleontol.* 2001b. V. 21. P. 53A.
- Geisler J.H., Theodor J.M.* Hippopotamus and whale phylogeny // *Nature.* 2009. V. 458. P. E1–E5.
- Geisler J.H., Theodor J.M., Uhen M.D., Foss S.E.* Phylogenetic relationships of cetaceans to terrestrial artiodactyls // *The evolution of artiodactyls.* Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2007. P. 19–31.
- Geisler J.H., Uhen M.D.* Morphological support for a close relationship between hippos and whales // *J. Vertebr. Paleontol.* 2003. V. 23. P. 991–996.
- Geisler J.H., Uhen M.D.* Phylogenetic relationships of extinct Cetartiodactyla: results of simultaneous analyses of molecular, morphological, and stratigraphic data // *J. Mammal. Evol.* 2005. V. 12. № 1/2. P. 145–160.
- Gentry A.W., Hooker J.J.* The phylogeny of the Artiodactyla // *The phylogeny and classification of the tetrapods.* V. 2. Mammals. Oxford: Clarendon Press, 1988. P. 235–272.
- Gingerich P.D., Russel D.E.* Dentition of Early Eocene Pakicetus (Mammalia, Cetacea) // *Contrib. Museum Paleontol. Univ. Michigan.* 1981. V. 28. P. 1–20.
- Gingerich P.D., Russel D.E., Shah S.M.* Origin of whales in epicontinental remnant seas: new evidence from the Early Eocene of Pakistan // *Science.* 1983. V. 220. P. 403–406.
- Gingerich P.D., Smith B.H., Simons E.L.* Hind limb of Eocene Basilosaurus isis: evidence of feet in whales // *Science.* 1990. V. 249. P. 154–157.
- Gingerich P.D., ul-Haq M., Koenigswald W.V. von et al.* New protocetid whale from the Middle Eocene of Pakistan: birth on land, precocial development, and sexual dimorphism // *PLOS One.* 2009. V. 4. № 2. e4366. P. 1–20.
- Gingerich P.D., ul-Haq M., Zalmout I.S. et al.* Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan // *Science.* 2001. V. 293. № 5538. P. 2239–2242.
- Hassanin A., Delsuc F., Ropiquet A. et al.* Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes // *C.R. Biol.* 2012. V. 335. P. 32–52.
- Hedges S.B., Parker P.H., Sibley C.G., Kumar S.* Continental breakup and the ordinal diversification of birds and mammals // *Nature.* 1996. V. 381. P. 226–229.
- Irwin D.M., Arnason U.* Cytochrome b gene of marine mammals: phylogeny and evolution // *J. Mammal. Evol.* 1994. V. 2. P. 37–55.
- Janis C.M., Archibald J.D., Cifelli R.I. et al.* Archaic ungulates and ungulatelike mammals // *Evolution of Tertiary mammals of North America.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998. P. 247–259.
- Kondrashov P.E., Lopatin A.V., Lucas S.G.* The oldest known Asian artiodactyl (Mammalia) // *New Mexico Museum Natur. Hist. Sci. Bull.* 2004. № 26. P. 205–208.
- Kowalevsky W.O.* Monographie der Gattung Anthracotherium Cuv. und Versuch einer natürlichen Klassifikation der fossilen Huftiere // *Palaeontogr.* 1873–1874. Bd 22. S. 131–346.
- Kowalevsky W.O.* Osteologie of two fossil ungulate species from Entelodon and Gelocus Aymardi // *Proc. Soc. Natur. Anthropol. Ethnogr.* 1875. V. 16. P. 1–59.
- Kumar K., Jolly A.* Earliest artiodactyl (Diacodexis, Dichobunidae: Mammalia) from the Eocene of Kalakot, north-western Himalaya, India // *Bull. Indian Soc. Geosci.* 1986. V. 2. P. 20–30.
- Kumar S., Hedges S.B.* A molecular timescale for vertebrate evolution // *Nature.* 1998. V. 392. P. 917–920.
- Lihoreau F., Ducrocq S.* Family Anthracotheriidae // *The evolution of artiodactyls.* Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2007. P. 89–105.
- Luo Z.* Homology and transformation of cetacean ecotympanic structure // *The emergence of whales: evolutionary patterns in the origin of Cetacea.* N.Y.: Plenum Press, 1998. P. 269–301.
- Luo Z.* In search of whales sisters // *Nature.* 2000. V. 404. P. 235–237.
- Luo Z., Gingerich P.D.* Terrestrial Mesonychia to aquatic Cetacea: transformation of the basicranium and evolution of hearing in whales // *Univ. Michigan Pap. Paleontol.* 1999. № 31. P. 1–98.
- Madar S.I.* The postcranial skeleton of pakicetid cetaceans // *J. Paleontol.* 2007. V. 81. P. 176–200.
- Marcot D.* Molecular phylogeny of terrestrial artiodactyls: conflicts and resolution // *The evolution of artiodactyls.* Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2007. P. 4–18.
- Matthee C.A., Burzlaff J.D., Taylor J.F., Davis S.K.* Mining the mammalian genome for artiodactyl systematics // *Syst. Biol.* 2001. V. 50. P. 367–390.
- Matthew W.D.* Reclassification of the artiodactyl families // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 1929. V. 49. P. 403–408.
- Matthew W.D.* A phylogenetic chart of the Artiodactyla // *J. Mammal.* 1934. V. 15. P. 207–209.
- McGowen M.R., Spaulding M., Gatesy J.* Divergence date estimation and a comprehensive molecular tree of extant cetaceans // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2009. V. 53. P. 891–906.
- McKenna M.C., Bell S.K.* Classification of mammals above the species level. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1997. 631 p.
- Metais G., Qi T., Guo J., Beard C.K.* A new small dichobunid artiodactyl from Shunghuang (Middle Eocene, Eastern China): implications for the early evolution of proto-selen-

- odonts in Asia // *Bull. Carnegie Museum Natur. History*. 2004. № 36. P. 177–197.
- Metais G., Qi T., Guo J., Beard C.K.* Middle-Eocene artiodactyl from Shunghuang (Jiangsu Province, Coastal China) and the diversity of basal dichobunoids in Asia // *Naturwiss*. 2008. V. 95. P. 1121–1135.
- Milinkovitch M.C., Bérubé M., Palsbø, P.J.* Cetaceans are highly derived artiodactyls // The emergence of whales: evolutionary patterns in the origin of Cetacea. N.Y.: Plenum Press, 1998. P. 113–131.
- Milinkovitch M.C., Orth G., Meyer A.* Revised phylogeny of whales suggested by mitochondrial ribosomal DNA sequences // *Nature*. 1993. V. 361. P. 346–348.
- Montgelard C., Catzeflis F.M., Douzery E.* Phylogenetic relationships of artiodactyls and cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome b and 12S rRNA mitochondrial sequences // *Mol. Biol. Evol.* 1997. V. 14. P. 550–559.
- Muizón C. de.* Origin and evolutionary history of cetaceans // *C.R. Palevol*. 2009. V. 8. P. 295–309.
- Murphy W.J., Eizirik E., Johnson W.E. et al.* Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals // *Nature*. 2001. V. 409. P. 614–618.
- Naylor G.J.P., Adams D.C.* Are the fossil data really at odds with the molecular data? Morphological evidence for Cetartiodactyla phylogeny reexamined // *Syst. Biol.* 2001. V. 50. P. 444–453.
- Nikaido M., Rooney A.P., Okada N.* Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: hippopotamuses are the closest extant relatives of whales // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1999. V. 96. P. 10261–10266.
- Novacek M.J.* The skull of lepidicid insectivorans and the higher-level classification of eutherian mammals // *Bull. Amer. Museum Natur. History*. 1986. V. 183. P. 1–112.
- Novacek M.J.* Mammalian phylogeny: shaking the tree // *Nature*. 1992. V. 356. P. 121–125.
- Numella S., Hussain S.T., Thewissen J.G.M.* Cranial anatomy of Pakicetidae // *J. Vertebr. Paleontol.* 2006. V. 26. P. 746–759.
- O'Leary M.* Phylogenetic and morphometric reassessment of the dental evidence for a mesonychia and cetacean clade // The emergence of whales: evolutionary patterns in the origin of Cetacea. N.Y.: Plenum Press, 1998. P. 133–161.
- O'Leary M.* Parsimony analysis of total evidence from extinct and extant taxa of the cetacean-artiodactyl question (Mammalia, Ungulata) // *Cladistics*. 1999. V. 15. P. 315–330.
- O'Leary M., Gatesy J.* Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): combined analysis including fossils // *Cladistics*. 2008. V. 24. P. 397–442.
- O'Leary M., Geisler J.* The position of Cetacea within Mammalia: phylogenetic analysis of morphological data from extinct and extant taxa // *Syst. Biol.* 1999. V. 48. P. 455–490.
- O'Leary M., Uhen M.D.* The time of origin of whales and the role of behavioral changes in the terrestrial-aquatic transition // *Paleobiology*. 1999. V. 25. P. 534–556.
- Orliac M., Boisserie J.-R., MacLatchy L., Lihoreau F.* Early Miocene hippopotamids (Cetartiodactyla) constrain the phylogenetic and spatiotemporal settings of hippopotamid origin // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2010. V. 107. P. 11871–11876.
- Pickford M.* On the origins of the Hippopotamidae together with a description of two new species, a new genus and a new subfamily from the Miocene of Kenya // *Geobios*. 1983. V. 16. P. 193–217.
- Pickford M.* The myth of the hippo-like anthracothere: the internal problem of homology and convergence // *Rev. Esp. Paleontol.* 2008. V. 23. P. 31–90.
- Price S.A., Beninda-Emons O.R.P., Gittleman J.L.* A complete phylogeny of the whales, dolphins and even-toed hoofed mammals (Cetartiodactyla) // *Biol. Rev.* 2005. V. 80. P. 445–473.
- Prothero D.R.* Ungulate phylogeny: molecular vs. morphological evidence // *Mammal phylogeny: placentals*. V. 2. N.Y.: Springer Verlag, 1993. P. 173–181.
- Prothero D.R., Manning E.M., Fischer M.* The phylogeny of the ungulates // The phylogeny and classification of the tetrapods. V. 2. Oxford: Clarendon Press, 1988. P. 201–234.
- Prothero D.R., Foss S.E. (eds.)* The evolution of artiodactyls. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2007. 367 p.
- Roe L.J., Thewissen J.G.M., Quade J. et al.* Isotopic approaches to understanding the terrestrial to marine transition of the earliest cetaceans // The emergence of whales: evolutionary patterns in the origin of Cetacea. N.Y.: Plenum Press, 1998. P. 399–422.
- Rose K.D.* The ancestry of whales // *Science*. 2001. V. 293. P. 2216–2217.
- Shimamura M., Yasue H., Oshima K. et al.* Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within even-toed ungulates // *Nature*. 1997. V. 8. P. 666–670.
- Shimamura M., Abe H., Nikaido M. et al.* Genealogy of families of SINEs in cetaceans and artiodactyls: the presence of a huge superfamily of tRNAGlu-derived families of SINEs // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. P. 1046–1060.
- Simpson G.G.* The principals of classification and a classification of mammals // *Bull. Amer. Museum Natur. Hist.* 1945. V. 85. P. 1–350.
- Spaulding M., O'Leary M.A., Gatesy J.* Relationships of Cetacea (Artiodactyla) among mammals: increased taxon sampling alters interpretations of key fossils and character evolution // *PLoS One*. 2009. V. 4. № 9. e7062. P. 1–14.
- Theodor J.M., Erfurt J., Metais G.* The earliest artiodactyls // The evolution of artiodactyls. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2007. P. 32–58.
- Theodor J. M., Foss S.E.* Deciduous dentitions of Eocene cebochoerid artiodactyls and cetartiodactyl relationships // *J. Mammal. Evol.* 2005. V. 12. P. 161–181.
- Thewissen J.G.M., Cooper L.N., Clementz M.T. et al.* Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India // *Nature*. 2007. V. 450. P. 1190–1194.
- Thewissen J.G.M., Cooper L.N., George J.C., Bajpai S.* From land to water: the origin of whales, dolphins, and porpoises // *Evo Edu Outreach*. 2009. № 2. P. 272–288.
- Thewissen J.G.M., Domning D.P.* The role of phenacodontids in the origin of the modern orders of ungulate mammals // *J. Vertebr. Paleontol.* 1992. V. 12. P. 494–504.
- Thewissen J.G.M., Madar S.I.* Ankle morphology of the earliest cetaceans and its implications for the phylogenetic relations among ungulates // *Syst. Biol.* 1999. V. 48. P. 21–30.

- Thewissen J.G.M., Madar S.I., Hussain S.T.* Whale ankles and evolutionary relationships // *Nature*. 1998. V. 395. P. 452.
- Thewissen J.G.M., Williams E.M., Hussain S.T.* Eocene mammal faunas from northern Indo-Pakistan // *J. Vertebr. Paleontol.* 2001a. V. 21. P. 347–366.
- Thewissen J.G.M., Williams E.M., Roe L.J., Hussain S.T.* Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationships of whales and artiodactyls // *Nature*. 2001b. V. 413. P. 277–281.
- Todd N.B.* Chromosomal mechanisms in the evolution of artiodactyls // *Paleobiol.* 1975. V. 1. № 2. P. 175–188.
- Uhen M.D.* The origin of whales // *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 2010. V. 38. P. 189–219.
- Van Valen L.* Deltatheridia, a new order of mammals // *Bull. Amer. Museum Natur. History*. 1966. V. 132. P. 1–126.
- Van Valen L.* Towards the origin of Artiodactyla // *Evolution*. 1971. V. 25. P. 529–529.
- Viret J.* Artiodactyla // *Traité de paléontologie*. V. 6. Pt 1. P.: Masson et Cie, 1961. P. 887–1021, 1038–1084.
- Vislobokova I.* A New representative of the Hypertraguloidea (Tragulina, Ruminantia) from the Khoer-Dzan locality in Mongolia, with remarks on the relationships of the Hypertragulidae // *Amer. Museum Novit.* 1998. № 3225. P. 1–24.
- Vislobokova I.A.* Evolution and classification of Tragulina (Ruminantia, Artiodactyla) // *Paleontol. J.* 2001. V. 35. Suppl. 2. P. 69–145.
- Vislobokova I.A., Dmitrieva E.L.* Changes in enamel ultrastructure at the early stages of ruminant evolution // *Paleontol. J.* 2000. V. 34. Suppl. 2. P. 242–249.
- Vislobokova I.A., Trofimov B.A.* Archaeomeryx (Archaeomerycidae, Ruminantia): morphology, ecology, and role in the evolution of the Artiodactyla // *Paleontol. J.* 2002. V. 35. Suppl. 5. P. 429–523.
- Zhou X., Xu S., Yang Y. et al.* Phylogenomic analyses and improved resolution of Cetartiodactyla // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2011. V. 61. P. 255–264.

## On the Origin of Cetartiodactyla: Comparison of Data on Evolutionary Morphology and Molecular Biology

I. A. Vislobokova

The data on phylogeny and early evolution of Cetartiodactyla are analyzed and a model for the initial stage of their history is proposed. It is shown that the roots of Cetartiodactyla go back to generalized Cretaceous terrestrial Eutheria, and a hypothetical basal group of Cetartiodactyla was probably ancestral to the orders Artiodactyla and Cetacea. The Artiodactyla–Cetacea divergence and adaptive radiation of Artiodactyla, which gave rise to the suborders Ruminantia, Tylopoda, and Suiformes, apparently occurred in the pre-Eocene time, earlier than 55 Ma. Molecular similarity between Hippopotamidae and Cetacea is evidence of common origin of Artiodactyla and Cetacea and adaptation to aquatic environment.

*Keywords:* Cetartiodactyla, Cetacea, Artiodactyla, phylogeny, origin, early evolution