

УДК 599.3

## МАКРОСИСТЕМАТИКА ПЛАЦЕНТАРНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

© 2014 г. А. О. Аверьянов<sup>1,2</sup>, А. В. Лопатин<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034, Россия

<sup>2</sup>Геологический факультет Санкт-Петербургского университета, Санкт-Петербург 199034, Россия

<sup>3</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва 117997, Россия

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

Поступила в редакцию 19.03.2013 г.

Современные отряды плацентарных млекопитающих по молекулярным данным группируются в четыре надотрядных таксона (*Xenarthra*, *Afrotheria*, *Euarchontoglires* и *Laurasiatheria*), филогенетическое взаимоотношение которых трактуется противоречиво. Среди них группа *Afrotheria* не имеет морфологической поддержки. В ее составе четко выделяются отряды, филогенетически связанные с “кондилартрами” (“афроунгуляты”) и с насекомоядными (“афросорициды”). Радиация плацентарных млекопитающих (крановая клада *Placentalia*) началась до мел-палеогеновой границы на северных континентах. *Laurasiatheria* являются, видимо, древнейшей кладой плацентарных: радиация *Lipotyphla* началась ~80 млн лет назад (кампан), а *Euungulata* — ~70 млн лет назад (маастрихт). Показано, что палеонтологическая летопись является единственным способом тестирования филогенетических гипотез, полученных на рецентном материале молекулярными и морфологическими методами.

*Ключевые слова:* млекопитающие, плацентарные, филогения, систематика.

DOI: 10.7868/S0044513414070034

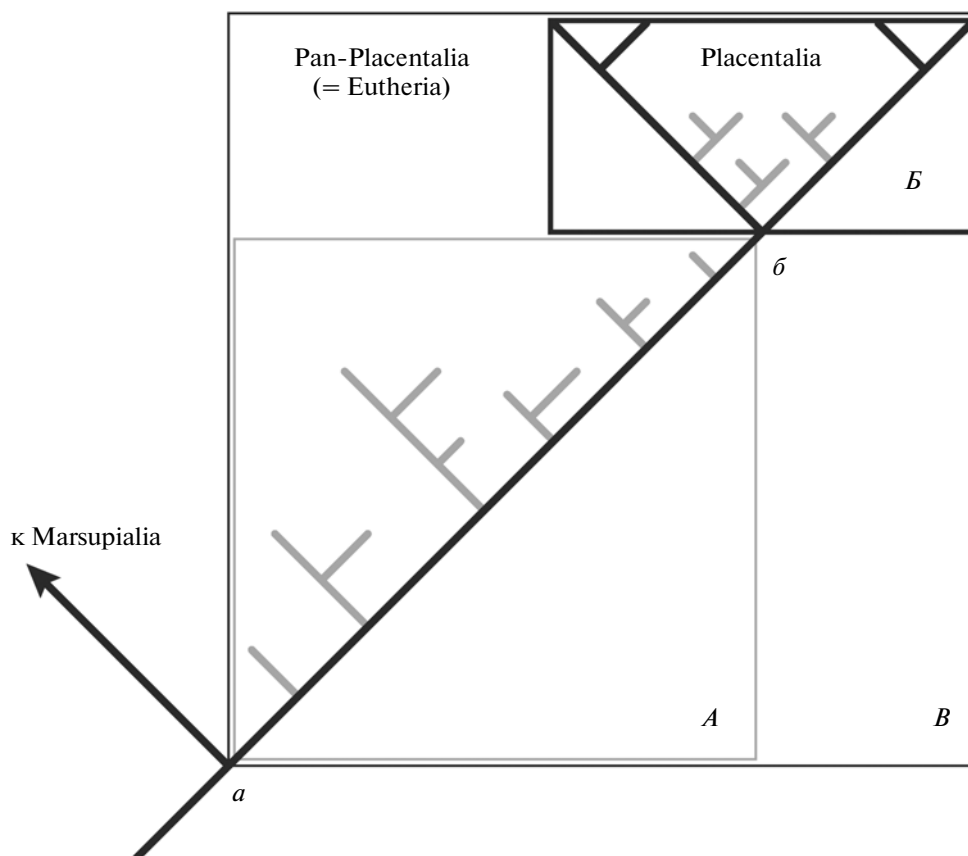
Уже в 12 издании “Системы природы” К. Линнея 8 отрядов млекопитающих были распределены по трем неформальным надотрядным группировкам: *Unguiculata*, *Ungulata* и *Mutica* (Linnaeus, 1766). Эта система включала всего 40 родов млекопитающих, большинство которых соответствуют семействам в современной классификации. Все известные Линнею сумчатые были объединены в род *Didelphis* отряда *Bestiae*. Однопроходные млекопитающие были открыты в самом конце 18 в. и в начале 19 в. их иногда относили к птицам (Lamarck, 1809). Первым, кто разделил млекопитающих на плацентарных (“одноутробные”), сумчатых (“двуутробные”) и однопроходных (“птицеутробные”), был А.-М. Блэнвилль (Blainville, 1839–1864). Среди первых эволюционных классификаций следует отметить систему Т. Гексли, который делил млекопитающих по уровню их организации на *Nypotheria* (гипотетические предки), *Prototheria* (однопроходные), *Metatheria* (сумчатые) и *Eutheria* (плацентарные) (Huxley, 1880). Для многих классификаций конца 19 в. характерно деление млекопитающих на два подкласса: *Prototheria* (однопроходные) и *Eutheria* (сумчатые и плацентарные) (Gill, 1872; Cope, 1898). Наибольшее развитие эволюционная мак-

росистематика плацентарных млекопитающих получила в первой половине и середине 20 в. в работах нью-йоркской школы териологов (Gregory, 1910; Osborn, 1910; Simpson, 1945). Во второй половине 20 в. представители этой же школы дали первые классификации *Eutheria*, основанные на кладистических принципах (McKenna, 1975; Novacek, 1982, 1986, 1993; Novacek, Wyss, 1986; McKenna, Bell, 1997; Shoshani, McKenna, 1998). Новый импульс исследованиям филогенетических связей отрядов плацентарных млекопитающих дало бурное развитие молекулярной филогенетики в конце 20 — начале 21 вв. (Springer et al., 1997; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001, 2001a; Meredith et al., 2011; O’Leary et al., 2013).

В данной работе мы рассмотрим наиболее важные достижения макросистематики плацентарных млекопитающих за последние десятилетия.

### ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПЛАЦЕНТАРНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Согласно последней сводке (Wilson, Reeder, 2005) насчитывается 1135 родов и 5080 видов современных плацентарных млекопитающих, и эти числа постоянно увеличиваются (Reeder et al.,

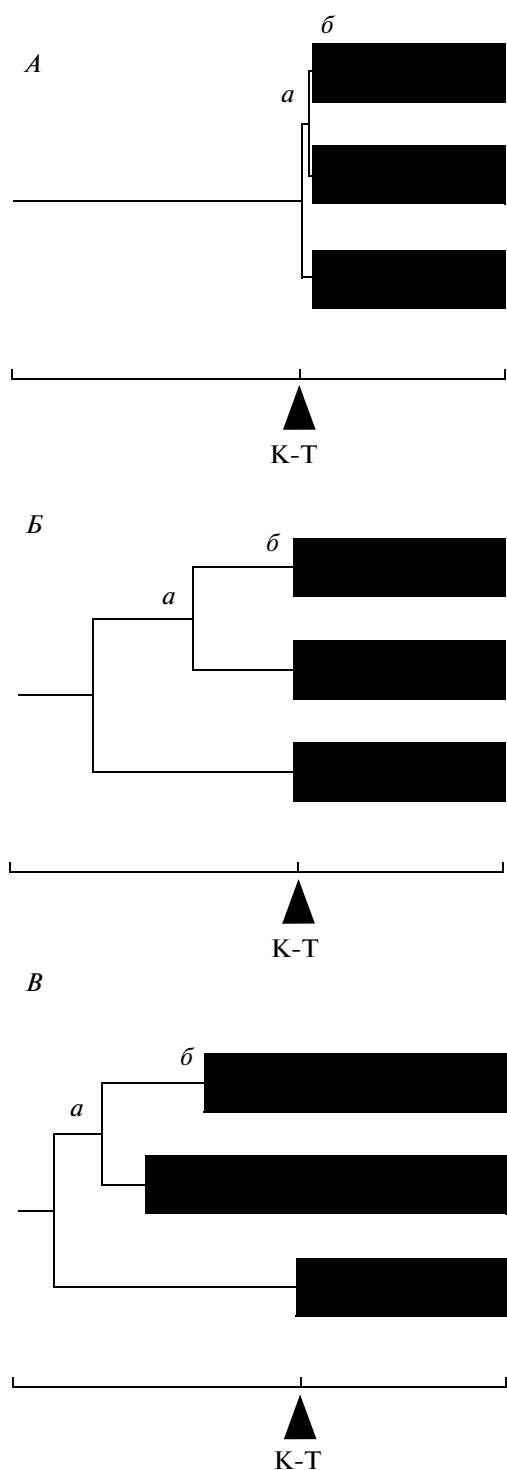


**Рис. 1.** Основные группы, выделяемые на кладограмме плацентарных: *a* – общий предок Theria (Metatheria + Eutheria); *A* – парафилетическая группа, объединяющая вымершие стволые таксоны (показаны серым цветом в поле *A*); *B* – кроновая группа (клада) Placentalia, объединяющая всех современных плацентарных, их наиболее близкого общего предка (*б*) и всех вымерших потомков этого общего предка (показаны серым цветом в поле *B*); *B* – общая (тотальная) группа Pan-Placentalia, или Eutheria, объединяющая кроновую группу Placentalia и стволых Placentalia (модифицировано по: de Queiroz, 2007).

2007; Ceballos, Ehrlich, 2009). Все современные плацентарные млекопитающие, их ближайший общий предок и вымершие потомки этого предка образуют кроновую кладу Placentalia (рис. 1). Кроновая клада Placentalia вместе с вымершими боковыми ветвями, которые филогенетически ближе к кроновым плацентарным, чем к кроновым сумчатым (рис. 1), образуют общую (тотальную) кладу Eutheria, или Pan-Placentalia (Queiroz, 2007). Сестринской группой для Eutheria является Metatheria (или Pan-Marsupialia), вместе с которой они образуют кладу Theria. В качестве наиболее древних представителей Eutheria в последнее время рассматривались †*Prokennalestes*, †*Murtoilestes* и †*Eomaia* из раннего мела Восточной Азии (Kielan-Jaworowska, Dashzeveg, 1989; Averianov, Skutschas, 2001; Ji et al., 2002). †*Juramaia* из средней или, более вероятно, поздней юры Китая была недавно описана в качестве древнейшего представителя Eutheria (Luo et al., 2011). Однако отнесение данного таксона к эутериям неубедительно. По отсутствию моляризованного P5 он

соответствует уровню стволного терия †*Pappotherium* из раннего мела Северной Америки (Averianov et al., 2010). В последний филогенетический анализ (O’Leary et al., 2013) из этих родов была включена только †*Eomaia*, которая оказалась сестринским таксоном для Theria.

Кайнозойскую эру часто называют эрой млекопитающих, которая пришла на смену мезозойской эре рептилий. В связи с этим особый интерес представляет вопрос о времени происхождения современных отрядов млекопитающих. Была ли взрывная радиация млекопитающих в начале кайнозоя следствием вымирания динозавров и других рептилий, которое “освободило” многие экологические ниши, особенно в крупном размерном классе? Или эволюция плацентарных имеет более длительную историю, пока нам неизвестную? Большую часть 20 в. господствовало представление о том, что современные отряды плацентарных уходят глубокими корнями в меловой период (Matthew, 1943; Simpson, 1945). Однако палеонтологических находок, подтверждаю-



**Рис. 2.** Три модели радиации плацентарных млекопитающих близ мел-палеогеновой (К-Т) границы: *А* — “взрывная” модель: современные отряды плацентарных (*б*, кроновые группы) и их надотрядные группировки, объединяющие кроновые группы и вымершие стволовые таксоны (*а*), возникли после К-Т границы; *Б* — модель “длительной выплавки”: кроновые группы возникают после К-Т границы, стволовые таксоны надотрядных групп существовали до К-Т границы; *В* — модель “быстрой выплавки”: кроновые группы и стволовые таксоны надотрядных групп возникли до К-Т границы (модифицировано по: Springer et al., 2003).

щих это, практически не было, кроме находок трех родов из позднего мела Монголии ( $\dagger$ *Deltatheridium*,  $\dagger$ *Deltatheroides* и  $\dagger$ *Zalambdalestes*), относимых к насекомоядным (Gregory, Simpson, 1926, 1926a; Simpson, 1928). Позднее были открыты еще три рода меловых “насекомоядных” из Монголии (Kielan-Jaworowska, 1969, 1975). Сообщалось также о находке примата в позднем мелу Северной Америки (Van Valen, Sloan, 1965), однако данная находка, происходит, вероятнее всего, из палеоценовых отложений (Buckley, 1997; Clemens, 2004). В настоящее время роды  $\dagger$ *Deltatheridium* и  $\dagger$ *Deltatheroides* относят к Pan-Marsupialia (Rougier et al., 1998). Открытие в Средней Азии новых фаун позднемеловых млекопитающих, в которых доминировали Eutheria (Archibald, Averianov, 2005), дало новый импульс поискам меловых предков современных отрядов плацентарных. Была сформулирована гипотеза, согласно которой меловые  $\dagger$ Zhelestidae образуют вместе с копытными млекопитающими кладу Ungulatomorpha (Archibald, 1996; Nesov et al., 1998). Также меловые  $\dagger$ Zalambdalestidae, известные из Средней Азии и Монголии, рассматривались в составе кроновой группы Glires (Archibald et al., 2001).

Арчибалд и Дойчман (Archibald, Deutschman, 2001) сформулировали три модели возможной диверсификации млекопитающих близ мел-палеогеновой (К-Т) границы (рис. 2):

1) “Взрывная” модель”, постулирующая, что современные отряды плацентарных (кроновые группы) и их надотрядные группировки, объединяющие кроновые группы и вымершие стволовые таксоны, возникли после К-Т границы;

2) Модель “длительной выплавки”, согласно которой кроновые группы возникают после К-Т границы, а стволовые таксоны надотрядных групп существовали до К-Т границы;

3) Модель “быстрой выплавки”, согласно которой кроновые группы и стволовые таксоны надотрядных групп возникли до К-Т границы.

Под “выплавкой” здесь подразумевается процесс диверсификации стволовых ветвей до возникновения кроновой группы (Cooper, Fortey, 1998). Статистический анализ палеонтологической летописи млекопитающих Северной Америки свидетельствует в пользу взрывной модели (Foote et al., 1999; Archibald, Deutschman, 2001). Однако большинство молекулярных работ датирует появление основных отрядов млекопитающих существенно более ранним временем, примерно серединой мелового периода, что соответствует модели “быстрой выплавки” (Springer, 1997; Kumar, Hedges, 1998; Bromham et al., 1999; Murphy et al., 2001b; Arnason, Janke, 2002; Belov et al., 2002; Huchon et al., 2002; Archibald, 2003; Hasegawa et al., 2003; Springer et al., 2003, 2005; Bininda-Emonds et al., 2007; Meredith et al., 2011; Goswami, 2012).

Новые палеонтологические находки Eutheria в позднем мелу Монголии и Средней Азии и анализ большого числа морфологических данных убедительно показали, что †Zhelestidae, †Asioryctitheria и †Zalambdalestidae не относятся к кроновой кладе Placentalia (Novacek et al., 1997; Horowitz, 2000, 2003; Wible et al., 2004, 2007, 2009; Archibald, Averianov, 2006, 2012). В частности, изучение каменных костей желестид выявило крайне примитивное устройство их структур, связанных со средним ухом, и отсутствие синапоморфий с современными копытными, что позволяет отказаться от концепции Ungulatomorpha (Ekdale et al., 2004; Ekdale, Rowe, 2011).

Опубликованная недавно филогения Eutheria основана на сопоставлении молекулярных данных и анализе беспрецедентного числа морфологических признаков (4541) (O'Leary et al., 2013). Авторы данного исследования безоговорочно высказываются в пользу взрывной модели радиации Placentalia после К-Т границы. Однако данный вывод является артефактом выборки ископаемых таксонов, поскольку указанные авторы сознательно проигнорировали все находки, не соответствующие их гипотезе. К таким находкам относятся †*Protungulatum* (Pan-Euungulata), известный из достоверно меловых отложений (Archibald et al., 2011), и †*Gypsonictops* (†Leptictida, относимые к Afrotheria по O'Leary et al., 2013) из позднего мела Северной Америки. К копытным также может относиться †*Kharmarungulatum* из позднего мела Индии (Prasad et al., 2007; Goswami et al., 2011).

Выяснение происхождения Placentalia существенно осложняет то обстоятельство, что представители этой клады проникли в Северную Америку, где имеется наиболее полная геологическая летопись мел-палеогеновых млекопитающих, сравнительно поздно, в кампане, около 83 млн лет назад. Скорее всего, начальные этапы эволюции современных отрядов млекопитающих происходили на приморских низменностях Азии, где фауны второй половины позднего мела еще очень плохо изучены.

#### НАДОТЯДНЫЕ ГРУППИРОВКИ PLACENTALIA

подавляющее большинство современных молекулярных работ выделяет четыре надотрядные группировки плацентарных: Afrotheria, Xenarthra, Euarchontoglires и Laurasiatheria (рис. 3). Последние два надотряда объединяются в кладу Boreutheria, монофилия которой не вызывает особых возражений. Дискуссию вызывают филогенетические связи Boreutheria, Afrotheria и Xenarthra, для описания которых используют три альтернативные гипотезы (рис. 4):

1) гипотеза Exafroplacentalia (или Notolegia), согласно которой Afrotheria являются сестринской группой для остальных плацентарных (Xenarthra + Boreutheria) (Amrine-Madsen et al., 2003; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001, 2001a, 2004; Springer et al., 2003, 2004; Beck et al., 2006; Asher, 2007; Nikolaev et al., 2007; Meredith et al., 2011);

2) гипотеза Epitheria, постулирующая Xenarthra как сестринскую группу для остальных плацентарных (Afrotheria + Boreutheria) (McKenna, 1975; Novacek, Wyss, 1986; Shoshani, McKenna, 1998; Kriegs et al., 2006; O'Leary et al., 2013);

3) гипотеза Atlantogenata, согласно которой Afrotheria и Xenarthra образуют монофилетическую группу, сестринскую для остальных плацентарных (Boreutheria) (Waddell et al., 1999; Hallström et al., 2007; Murphy et al., 2007; Waters et al., 2007; Wildman et al., 2007; Arnason et al., 2008; Prasad et al., 2008; Schneider, Cannarozzi, 2009; Song et al., 2012; Zoller, Schneider, 2013).

В работах, посвященных анализу транспозонов, Boreutheria, Afrotheria и Xenarthra образуют “мягкую” политомию и предполагается, что эти клады разделились практически одновременно (Churakov et al., 2009; Nishihara et al., 2009).

#### AFROTHERIA

Клада афротериев включает современные отряды Afrosoricida (тенреки и златокроты), Macroscelidea (прыгунчики), Tubulidentata (трубкозубы), Hyracoidea (даманы), Sirenia (сирены) и Proboscidea (хоботные). Эта группировка отрядов плацентарных была впервые распознана молекулярными методами (Springer et al., 1997, 1999, 2004; Stanhope et al., 1998a, 1998b; van Dijk et al., 2001; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001; Malia et al., 2002). Морфологическую поддержку имеют субклады Tethytheria (†Desmostylia, Sirenia и Proboscidea) и Paenungulata (Hyracoidea, †Embrithopoda и Tethytheria) (Domning et al., 1986; Novacek, Wyss, 1986; Asher et al., 2003; Rasmussen et al., 1990; Gheerbrant et al., 2005). Плейстоценовый мадагаскарский эндемик †*Plesiorycteropus*, выделяемый в особый отряд †Bibymalagasia (MacPhee, 1994), может относиться к трубкозубам (Asher et al., 2003). Поиски морфологических синапоморфий, общих для всех Afrotheria, не дали убедительных результатов (Sánchez-Villagra et al., 2007; Asher, Lehmann, 2008). В то же время имеются убедительные морфологические свидетельства о сходстве Tenrecoidea и Chrysochloridae с лавразийскими Lipotyphla (Asher, 1999; Whidden, 2002; Lopatin, 2006).

В последнее время появляется все больше палеонтологических свидетельств о гетерогенности Afrotheria и их связях с лавразийскими млекопитающими. Древнейшие представители Macroscelidea из эоцена Африки обнаруживают явное морфологическое сходство с “кондилартрами”

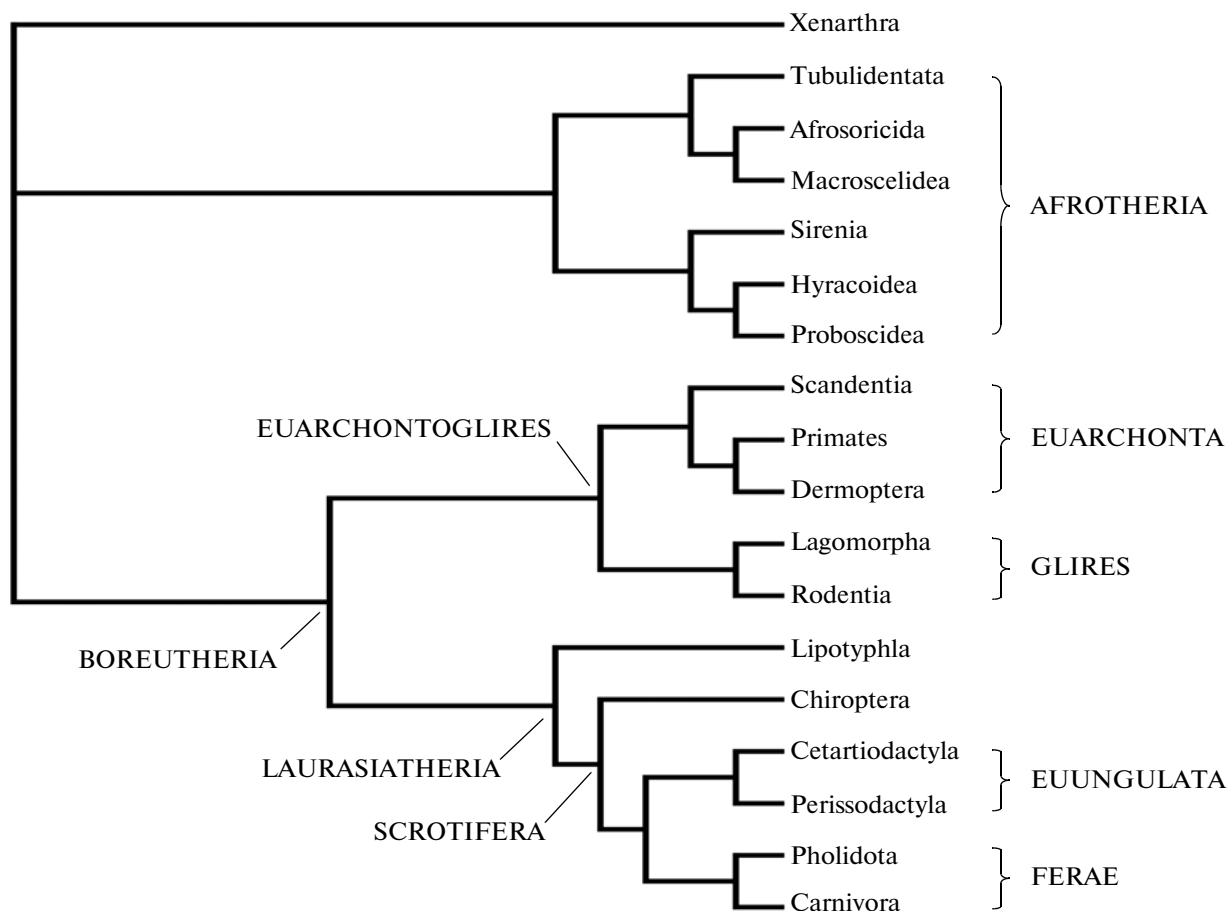


Рис. 3. Филогенетические связи современных отрядов млекопитающих и надотрядные группировки по молекулярным данным.

†Louisinidae и †Apheliscidae из палеоцена – раннего эоцена Европы и Северной Америки (Hartenberger, 1986; Simons et al., 1991; Tabuce et al., 2001, 2012; Zack et al., 2005, 2005a; Penkrot et al., 2008; Hooker, Russell, 2012). О родстве с кондилартрами также свидетельствуют данные о древнейших хоботных из позднего палеоцена – раннего эоцена Северной Африки (Gheerbrant, 2009; Gheerbrant et al., 2001, 2002, 2005, 2005b). Наиболее близки к предкам хоботных † “Phenacolophidae” (†Embrithopoda?) из позднего палеоцена Восточной Азии и †Anthracobunidae из эоцена Индо-Пакистанского региона (Gheerbrant et al., 2005).

Древнейшие сирены известны из раннего эоцена района Карибского моря и Северной Африки; африканское происхождение для группы более вероятно (Domning, 2001; Venoit et al., 2013). Вымершие водные †Desmostylia известны только из олигоцена – миоцена Северной Пацифики (Domning et al., 1986). Предки десмоستيлий были, вероятно, филогенетически ближе к хоботным, чем к сиренам (Gheerbrant et al., 2005).

Архаичный даман †*Microhyrax* из раннего – среднего эоцена Алжира демонстрирует сочетание примитивных и продвинутых признаков в строении зубов и посткраниального скелета, сближающих его с кондилартрами (Tabuce et al., 2006, 2007).

Новые находки древнейших тенреков и златокротов из эоцена и олигоцена Северной Африки рассматриваются как свидетельства происхождения “афросорицид” от архаичных насекомоядных (Lopatin, 2006) или от насекомоядноподобных †*Pantolestia*, близких к †*Todralestes* из позднего палеоцена Марокко (Seiffert, Simons, 2000; Seiffert et al., 2007; Seiffert, 2010).

Таким образом, у Afrotheria нет поддержки морфологическими признаками. В их составе четко выделяются отряды, филогенетически связанные с “кондилартрами” с одной стороны (“афроунгуляты”) и с насекомоядными – с другой (“афросорициды”).

XENARTHRA

Группа Xenarthra объединяет броненосцев, ленивцев и муравьедов, распространенных в Южной и Центральной Америке. Ленивцы и муравьеды образуют монофилетическую группу (Pilosa), сестринскую для броненосцев (Cingulata). Этим группам придается ранг отряда или подотряда в различных классификациях. В работах 19 – начала 20 вв. ксенартры часто объединялись вместе с панголинами и трубкозубами в группу Edentata, характеризующуюся адаптациями к роющему образу жизни и в разной степени модифицированной зубной системой (Flower, 1883). У ксенартр зубы отсутствуют (муравьеды) или сильно упрощены, полностью лишены эмали (броненосцы и ленивцы) (Vizcaino, 2009). Отсутствие эмалевой коронки существенно затрудняет выяснение родственных связей ксенартр, поскольку в строении коренных зубов имеется много филогенетически значимых признаков. К Edentata относили также вымершие отряды †Palaeanadonta, †Taeniodonta, †Gondwanatheria и †Ernanodonta (Gregory, 1910; Matthew, 1918; Wortman, 1918; Simpson, 1945; Szalay, 1977; Ding, 1987; Mones, 1987). Реже ксенартр объединяли только с панголинами в группу Paratheria (Thomas, 1887; Novacek, 1986).

По молекулярным данным, Xenarthra являются сестринской группой для Boreutheria (гипотеза Exafroplacentalia) либо для Afrotheria (гипотеза Atlantogenata), тогда как большинство авторов морфологических работ склоняется в пользу гипотезы Epitheria, ставящей ксенартр в основании ствола плацентарных (см. выше).

Древнейшим известным представителем Xenarthra является броненосец †*Riostegotherium* из позднего палеоцена (57–59 млн лет) Бразилии (Bergqvist et al., 2004). Древнейшие находки неопределимых Pilosa известны из позднего эоцена Антарктики (Rose et al., 2005). Филогенетическое положение †*Eurotamandua* из среднего эоцена Германии, внешне похожего на современного четырехпалого муравьеда (*Tamandua*), трактуется неоднозначно: представитель Pilosa, †Palaeanadonta или Pholidota, сестринский таксон для Pilosa или особый отряд †Afredentata (Storch, 1981; Storch, Habersetzer, 1991; Gaudin, Branham, 1998; Szalay, Schrenk, 1998; Rose, 1999a; Rose et al., 2005). Наиболее вероятно отнесение этого таксона к Pholidota (Rose et al., 2005).

EUARCHONTOGLIRES

Эта клада объединяет две группы, давно распознаваемые морфологами: Euarchonta и Glires. Оригинальная концепция Archonta включала отряды Menotyphla (Scandentia + Macroscelidea), Dermoptera, Chiroptera и Primates (Gregory, 1910). Более широкое распространение получила вер-

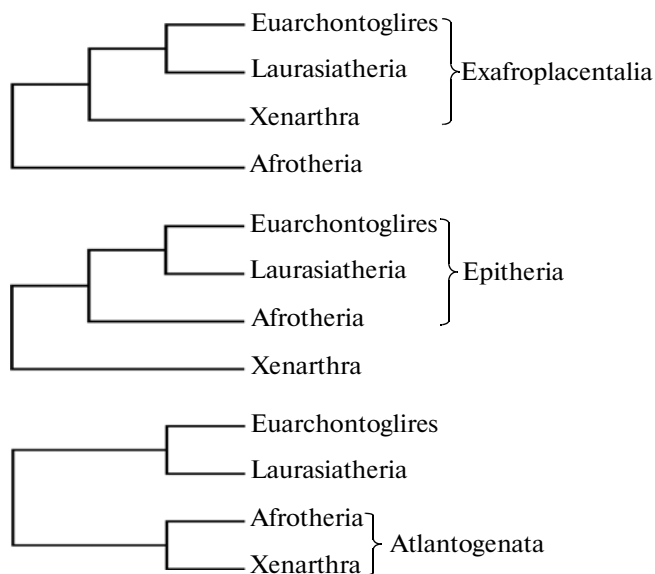


Рис. 4. Три основные гипотезы о филогенетических связях надотрядов Placentalia.

сия этой концепции, исключаящей Macroscelidea из Archonta (McKenna, 1975; Szalay, 1977; Novacek, Wyss, 1986). Группа Volitantia (Dermoptera + Chiroptera), признаваемая некоторыми авторами (Novacek, Wyss, 1986; Wible, Novacek, 1988; Novacek, 1992; Szalay, Lucas, 1993, 1996; Shoshani, McKenna, 1998), основана на гомоплазиях, связанных с адаптацией к полету (Silcox et al., 2005). По молекулярным данным, Chiroptera относятся к кладе Laurasiatheria (см. ниже). Клада, включающая Scandentia, Dermoptera и Primates, поддерживается большинством современных молекулярных анализов (Adkins, Honeycutt, 1991; Liu et al., 2001; Murphy et al., 2001, 2001a; Springer et al., 2003, 2004). Поскольку она отличается по составу от Archonta, за ней закрепилось название Euarchonta (Waddell et al., 1999b; Asher, Helgen, 2010). Среди эуархонтов приматы и шерстокрылы являются сестринскими таксонами (клада Primatomorpha); время происхождения этой клады оценивается в 86.2 млн лет, а Euarchonta – в 87.9 млн лет (Janečka et al., 2007).

Древнейшие тупайи, мало отличимые от современных форм, известны из среднего эоцена Китая (Tong, 1988). Современные шерстокрылы (Syncephalidae) ограничены в своем распространении Индокитаем и островами Зондского архипелага. Ископаемый шерстокрыл †*Dermotherium* известен из эоцена и олигоцена Индокитая и Пакистана (Ducrocq et al., 1992; Marivaux et al., 2006). Вымершие †Plagiomenidae из палеоцена и эоцена Северной Америки являются сестринским таксоном для Syncephalidae (Silcox et al., 2005; Bloch et al., 2007; Ni et al., 2010).

Тотальная клада Primates включает кроновую кладу Euprimates (Strepsirrhini + Haplorrhini) и стволовые таксоны, объединяемые в группу †Plesiadapiformes или †Plesiadapoidea (Rose, 2006; Silcox et al., 2005; Bloch et al., 2007). Согласно одной из гипотез Dermoptera представляют собой ветвь этих †Plesiadapiformes (Beard, 1990, 1993; Kay et al., 1990; Kay et al., 1992; Ni et al., 2010). Согласно альтернативной гипотезе Dermoptera являются сестринской группой для Primates (Bloch, Boyer, 2002; Silcox, 2003; Bloch, Silcox, 2006; Silcox et al., 2009). Обе гипотезы соответствуют молекулярным данным о филогенетической близости шерстокрылов и приматов (Janečka et al., 2007). Древнейшим приматом является плезиадапиформ †*Purgatorius* из раннего палеоцена Северной Америки (Van Valen, Sloan, 1965; Clemens, 1974, 2004; Buckley, 1997; Fox, Scott, 2011).

Клада Glires включает современные отряды Rodentia (грызуны) и Lagomorpha (зайцеобразные), характеризующиеся развитием передней пары постоянно растущих “грызущих” резцов в верхней и нижней челюсти, на которых эмаль покрывает только передне-лабиальную сторону коронки. К грызунам относится почти половина современных видов плацентарных млекопитающих. В 19 в. зайцеобразные рассматривались как подотряд грызунов (Duplicidentata). Начиная с работы Джидли (Gidley, 1912), им придается ранг самостоятельного отряда. Филогенетические связи грызунов и зайцеобразных с различными группами млекопитающих трактовались в очень широких пределах (Meng, Wyss, 2005). Здесь следует отметить концепцию Anagalida, объединяющую Lagomorpha, Rodentia, Macroscelidea, меловых †Zalambdalestidae и палеогеновых †Anagalidae (Szalay, McKenna, 1971; Novacek, 1986). Согласно другой гипотезе, Glires включают Lagomorpha, Rodentia и †Zalambdalestidae (Archibald et al., 2001). Данные большинства современных молекулярных работ поддерживают монофилию Glires (Eizirik et al., 2001; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001, 2001a; Huchon et al., 2002; Springer et al., 2003). Монофилия Glires также подтверждается новыми палеонтологическими находками стволовых таксонов грызунов и зайцеобразных, заполняющими морфологический разрыв между кроновыми кладами (Meng et al., 2003; Meng, 2004; Asher et al., 2005).

## LAURASIATHERIA

Эта клада объединяет наибольшее количество современных отрядов (рис. 3). Наиболее примитивной ветвью лавразиатерий являются насекомоядные — Lipotyphla; это название не следует заменять на Eulipotyphla (Archibald, 2003; Asher, Helgen, 2010). Для Lipotyphla сестринским таксоном является вымерший отряд †Leptictida, из-

вестный преимущественно из палеогена Северной Америки, Европы и Азии (Novacek, 1977, 1986; Rose, 1999a). Связь †*Leptictis* с прыгунчиками в недавней работе (O’Leary et al., 2013) объясняется чисто внешним сходством этих млекопитающих, сходно приспособленных к рикошетирующему бегу. Древнейшим лептиктидом является †*Gypsonictops* из позднего мела (кампан и маастрихт) Северной Америки (Lillegraven, 1969; Clemens, 1973; Fox, 1977; Novacek, 1977; Kielan-Jaworowska et al., 2004). Таким образом, кроновые группы Laurasiatheria и, соответственно, Placentalia, возникли как минимум в раннем кампане (83 млн лет назад), за 17 млн лет до мел-палеогеновой границы, contra O’Leary et al. (2013). Интересно, что близким временем в 76 млн лет оценивается время ответвления карибских Solenodontidae от общего ствола насекомоядных (Roca et al., 2004).

Оставшиеся отряды лавразиатерий объединяются в кладу Scrotifera, для представителей которой характерно наличие мошонки (видимо, параллельно развивается у приматов) (Waddell et al., 1999b). Scrotifera разделяется на три ветви: Chiroptera, Euungulata (Perissodactyla + Cetartiodactyla) и Ferae (Carnivora + Pholidota).

Рукокрылые (Chiroptera) являются вторым по численности современным отрядом плацентарных (после грызунов). Летучие мыши четко разделяются на две большие группы: фруктоядные крыланы (Megachiroptera) и собственно летучие мыши (Microchiroptera), питающиеся преимущественно насекомыми, которых они ловят с помощью эхолокации. Высказывалась гипотеза, согласно которой крыланы являются сестринской группой для приматов и приобрели способность к полету независимо от летучих мышей (Pettigrew, 1986; Pettigrew et al., 1989). Однако большинство молекулярных и морфологических работ поддерживают монофилию Chiroptera (Mindell et al., 1991; Simmons, 1994; Teeling et al., 2000). Древнейшие рукокрылые известны с раннего эоцена, причем они появляются в геологической летописи сразу на всех континентах, исключая Антарктиду (Jepsen, 1966; Hand et al., 1994; Simmons, Geisler, 1998; Gunnell et al., 2003; Gunnell, Simmons, 2005; Simmons, 2005; Tejedor et al., 2005; Smith et al., 2007; Simmons et al., 2008; Tabuce et al., 2009).

Клада Euungulata (Perissodactyla + Cetartiodactyla) поддерживается молекулярными данными (Waddell et al., 1999a; Zhou et al., 2012). Древнейшим представителем Euungulata является †*Protungulatum* из позднего мела (маастрихт) — палеоцена Северной Америки (Archibald, 1982; Kielan-Jaworowska et al., 2004; Archibald et al., 2011). Таким образом, Euungulata — вторая клада лавразиатериев, радиация которой началась до мел-палеогеновой границы, contra O’Leary et al. (2013). Сестринской группой для Perissodactyla может быть вымерший отряд “кондилартр” †Phenac-

одонта из палеоцена и эоцена Северной Америки (Hooker, 2005).

Молекулярные данные убедительно свидетельствуют о родстве китообразных с Artiodactyla, в частности с Hippopotamidae (Gatesy et al., 1996; Waddell et al., 1999; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001, 2001b; Amrine-Madsen et al., 2003; Springer et al., 2003, 2004, 2005; Theodor, 2004; Price et al., 2005; Agnarsson, May-Collado, 2008; Springer et al., 2011; Zhou et al., 2011, 2012; Hassanin et al., 2012; Nery et al., 2012). Эта гипотеза подтверждается тем, что у эоценовых китообразных сохранилась параксонная задняя конечность и другими морфологическими данными (Gingerich et al., 1990, 2001; Luckett, Hong, 1998; Gatesy et al., 1999; Gatesy, O'Leary, 2001; Geisler, Uhen, 2003, 2005; O'Leary, Gatesy, 2008). В настоящее время Cetacea — единственный отряд плацентарных, ранние этапы эволюции которого хорошо прослежены на палеонтологическом материале (Gatesy et al., 2013).

Последняя клада лавразиатерий (Ferae) объединяет два современных отряда: хищных (Carnivora) и панголинов, или ящеров (Pholidota). Эта группировка подтверждается молекулярными данными (Czelusniak et al., 1990; Honeycutt, Adkins, 1993; Madsen et al., 2001; Murphy et al., 2001; Delsuc et al., 2002; Amrine-Madsen et al., 2003). Морфологическая поддержка для этой клады слабая (Rose et al., 2005). Сестринским таксоном для панголинов является вымерший отряд †Palaeonodonta (=†Ernanodonta) из палеогена Северной Америки, Европы и Азии (Simpson, 1931; Emry, 1970; Ding, 1987; Gheerbrant et al., 2005b; Kondrashov, Agadjanian, 2012). Древнейшие панголины известны из эоцена Азии и Европы; в олигоцене они проникали в Северную Америку (Emry, 1970, 2004; Storch, 1978; Horovitz et al., 2005; Gaudin et al., 2006).

Кроновая клада Carnivora вместе со стволowymi таксонами (†Viverravidae, †“Miacididae”) образуют тотальную кладу Carnivoramorpha, для которой сестринской группой является вымерший отряд †Creodonta (Flynn, Wesley-Hunt, 2005; Wesley-Hunt, Flynn, 2005). Древнейшие находки Carnivoramorpha известны из раннего палеоцена Северной Америки (Fox, Youzwyshyn, 1994; Fox et al., 2010). Происхождение хищных и креодонтов может быть связано с родом †Cimolestes из позднего мела (маастрихт) — палеоцена Северной Америки (Lillegraven, 1969; Clemens, 1973). В таком случае диверсификация данной клады могла начаться до мел-палеогеновой границы.

Развитие молекулярной систематики в конце 20 в. породило надежду, что с помощью этого подхода можно реконструировать филогенетические связи всех организмов. Однако первые опыты геносистематики, основанные преимущественно на митохондриальном геноме, небольших выборках таксонов и неадекватных статистических мо-

делях, часто приводили к неожиданным “интересным” результатам. Так, статьи в очень авторитетных журналах пытались убедить нас, что морская свинка — это не грызун, кролики ближе всего к приматам, а однопроходные и сумчатые образуют сестринскую группу (Graur et al., 1991, 1996; D'Erchia et al., 1996; Janke et al., 1996, 2002; Penny, Hasegawa, 1997). Сейчас молекулярная макросистематика млекопитающих вступила в фазу зрелости: в одной из последних работ анализируется уже 35 тыс. пар оснований 26 генов у 164 видов (Meredith et al., 2011). Неизменной остается вера геносистематиков в то, что их метод является единственным адекватным методом реконструкции филогении (Springer et al., 2007). К сожалению, это представление не отражает реальность. Главным недостатком молекулярного подхода является ограниченность выборки современных таксонов, у которых можно изучить геном. Современные отряды млекопитающих составляют только 40% от их общего числа. За исключением немногих ныне процветающих отрядов (Rodentia, Chiroptera, Lipotyphla, Cetartiodactyla) разнообразие млекопитающих неуклонно сокращается, в некоторых группах катастрофическим образом. На родовом уровне современное разнообразие Xenarthra составляет 6%, а Perissodactyla — всего 2.5% от прошлого разнообразия, которое нам известно еще далеко не полностью (McKenna, Bell, 1997). Крайне наивно было бы полагать, что можно построить адекватную филогению млекопитающих на основе этой очень небольшой и случайной выборки. Кроме того, в молекулярной систематике существуют пока не решенные методологические проблемы, связанные с различным эволюционным паттерном у разных генов и притягиванием “длинных ветвей” в парсимониальном анализе (Wagele, 1999; Bergsten, 2005; O'Connor et al., 2010). Для морфологической филогенетики основную трудность представляет проблема конвергенций и параллелизмов. Очень ярко они проявляется в группах, специализированных к особому образу жизни, требующему значительной или даже коренной перестройки морфологической организации. У млекопитающих параллелизмы являются причиной большого морфологического сходства, не обусловленного общим происхождением — например, роющих Xenarthra и Pholidota или летающих Chiroptera и планирующих Dermoptera (Rose et al., 2005; Silcox et al., 2005). Другую проблему представляет то обстоятельство, что анцестральные признаки у современных млекопитающих сильно модифицированы в результате морфологической дивергенции, что существенно осложняет выяснение связей между отрядами. Последняя задача сейчас решается практически исключительно молекулярной филогенетикой. Наиболее надежным критерием для тестирования филогенетических гипотез, полученных на рецентном материале молекуляр-



ным или морфологическим методом, является палеонтологическая летопись. Только тогда, когда молекулярные клады подтверждаются непосредственными палеонтологическими находками, как в случае китообразных (Gatesy et al., 2013), можно говорить об адекватности филогенетической гипотезы.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны А.В. Бочкову (ЗИН РАН) за прочтение рукописи и высказанные замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (13-04-01401 и 13-04-00525).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Adkins R.M., Honeycutt R.L.*, 1991. Molecular phylogeny of the superorder Archonta // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 88. P. 10317–10321.
- Agnarsson I., May-Collado L.J.*, 2008. 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 // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 48. P. 964–985.
- Amrine-Madsen H., Koepfli K.-P., Wayne R.K., Springer M.S.*, 2003. A new phylogenetic marker, apolipoprotein B, provides compelling evidence for eutherian relationships // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 28. P. 225–240.
- Archibald J.D.*, 1982. A study of Mammalia and geology across the Cretaceous-Tertiary boundary in Garfield County, Montana // *University of California Publications in Geological Sciences*. V. 122. P. 1–286. – 1996. Fossil evidence for a Late Cretaceous origin of “hoofed” mammals // *Science*. V. 272. P. 1150–1153. – 2003. Timing and biogeography of the eutherian radiation: fossils and molecules compared // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 28. P. 350–359.
- Archibald J.D., Averianov A.O.*, 2005. Mammalian faunal succession in the Cretaceous of the Kyzylkum Desert // *Journal of Mammalian Evolution*. V. 12. P. 9–22. – 2006. Late Cretaceous asioryctitherian eutherian mammals from Uzbekistan and phylogenetic analysis of Asioryctitheria // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 51. P. 351–376. – 2012. Phylogenetic analysis, taxonomic revision, and dental ontogeny of the Cretaceous Zhelestidae (Mammalia: Eutheria) // *Zoological Journal of the Linnean Society*. V. 164. P. 361–426.
- Archibald J.D., Averianov A.O., Ekdale E.G.*, 2001. Late Cretaceous relatives of rabbits, rodents, and other extant eutherian mammals // *Nature*. V. 414. P. 62–65.
- Archibald J.D., Deutschman D.H.*, 2001. Quantitative analysis of the timing of the origin and diversification of extant placental orders // *Journal of Mammalian Evolution*. V. 8. P. 107–124.
- Archibald J.D., Zhang Y., Harper T., Cifelli R.L.*, 2011. *Protungulatum*, confirmed Cretaceous occurrence of an otherwise Paleocene eutherian (placental?) mammal // *Journal of Mammalian Evolution*. V. 18. P. 153–161.
- Arnason U., Adegoke J.A., Gullberg A., Harley E.H., Janke A., Kullberg M.*, 2008. Mitogenomic relationships of placental mammals and molecular estimates of their divergences // *Gene*. V. 421. P. 37–51.
- Arnason U., Janke A.*, 2002. Mitogenomic analyses of eutherian relationships // *Cytogenetic and Genome Research*. V. 96. P. 20–32.
- Asher R.J.*, 1999. A morphological basis for assessing the phylogeny of the Tenrecoidea (Mammalia, Lipotyphla) // *Cladistics*. V. 15. P. 231–252. – 2007. A web-database of mammalian morphology and a reanalysis of placental phylogeny // *BMC Evolutionary Biology*. V. 7. P. 108.
- Asher R.J., Helgen K.M.*, 2010. Nomenclature and placental mammal phylogeny // *BMC Evolutionary Biology*. V. 10. P. 102.
- Asher R.J., Lehmann T.*, 2008. Dental eruption in afrotherian mammals // *BMC Biology*. V. 6. P. 14.
- Asher R.J., Meng J., Wible J.R., McKenna M.C., Rougier G.W., et al.*, 2005. Stem Lagomorpha and the antiquity of Glires // *Science*. V. 307. P. 1091–1094.
- Asher R.J., Novacek M.J., Geisler J.H.*, 2003. Relationships of endemic African mammals and their fossil relatives based on morphological and molecular evidence // *Journal of Mammalian Evolution*. V. 10. P. 131–194.
- Averianov A.O., Archibald J.D., Ekdale E.G.*, 2010. New material of the Late Cretaceous deltatheroidan mammal *Sulestes* from Uzbekistan and phylogenetic reassessment of the metatherian-eutherian dichotomy // *Journal of Systematic Palaeontology*. V. 8. P. 301–330.
- Averianov A.O., Skutschas P.P.*, 2001. A new genus of eutherian mammal from the Early Cretaceous of Transbaikalia, Russia // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 46. P. 431–436.
- Beard K.C.*, 1990. Gliding behaviour and palaeoecology of the alleged primate family Paromomyidae (Mammalia, Dermoptera) // *Nature*. V. 345. P. 340–341. – 1993. Phylogenetic systematics of the Primatomorpha, with special reference to Dermoptera // *Mammal Phylogeny: Placentals*. New York, Springer. P. 129–150.
- Beck R.M.D., Bininda-Emonds O.R.P., Cardillo M., Liu F.-G.R., Purvis A.*, 2006. A higher-level MRP supertree of placental mammals // *BMC Evolutionary Biology*. V. 13. P. 93.
- Belov K., Hellman L., Cooper D.W.*, 2002. Characterization of echidna IgM provides insights into the time of divergence of extant mammals // *Developmental and Comparative Immunology*. V. 26. P. 831–839.
- Benoit J., Adnet S., Mabrouk E.E., Khayati H., Ben Haj Ali M., et al.*, 2013. Cranial remain from Tunisia provides new clues for the origin and evolution of Sirenia (Mammalia, Afrotheria) in Africa // *PLoS One*. V. 8. P. e54307.
- Bergqvist L.P., Abrantes E.A.L., Avilla L.d.S.*, 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil // *Geodivers*. V. 26. P. 323–337.
- Bergsten J.*, 2005. A review of long-branch attraction // *Cladistics*. V. 21. P. 163–193.
- Bininda-Emonds O.R.P., Cardillo M., Jones K.E., MacPhee R.D.E., Beck R.M.D., et al.*, 2007. The delayed rise of present-day mammals // *Nature*. V. 446. P. 507–512.

- Blainville H.-M.D. de*, 1839–1864. Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des cinq classes d'animaux vertébrés récents et fossiles pour servir de base à la zoologie et à la géologie. Paris, J. B. Baillière et fils. T1, cccxii+505 p. T2, viii+976 p. T3, viii+1117 p. T4, viii+909 p.
- Bloch J.I., Boyer D.M.*, 2002. Grasping primate origins // *Science*. V. 298. P. 1606–1610.
- Bloch J.I., Silcox M.T.*, 2006. Cranial anatomy of the Paleocene plesiadapiform *Carpolestes simpsoni* (Mammalia, Primates) using ultra high-resolution X-ray computed tomography, and the relationships of plesiadapiforms to Euprimates // *Journal of Human Evolution*. V. 50. P. 1–35.
- Bloch J.I., Silcox M.T., Boyer D.M., Sargis E.J.*, 2007. New Paleocene skeletons and the relationship of plesiadapiforms to crown-clade primates // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 104. P. 1159–1164.
- Bromham L., Phillips M.J., Penny D.*, 1999. Growing up with dinosaurs: molecular dates and the mammalian radiation // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 14. P. 113–118.
- Buckley G.A.*, 1997. A new species of *Purgatorius* (Mammalia; Primatomorpha) from the lower Paleocene Bear Formation, Crazy Mountains Basin, South-Central Montana // *Journal of Paleontology*. T. 71. P. 149–155.
- Ceballos G., Ehrlich P.R.*, 2009. Discoveries of new mammal species and their implications for conservation and ecosystem services // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 106. P. 3841–3846.
- Churakov G., Kriegs J.O., Baertsch R., Zemann A., Brosius J., Schmitz J.*, 2009. Mosaic retroposon insertion patterns in placental mammals // *Genome Research*. V. 19. P. 868–875.
- Clemens W.A.*, 1973. Fossil mammals of the type Lance Formation, Wyoming. Part III. Eutheria and summary // *University of California Publications in Geological Sciences*. V. 94. P. 1–102. – 1974. *Purgatorius*, an early paromomyid primate (Mammalia) // *Science*. V. 184. P. 903–905. – 2004. *Purgatorius* (Plesiadapiformes, Primates?, mammalia), a Paleocene immigrant into Northeastern Montana: Stratigraphic occurrences and incisor proportions // *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*. V. 36. P. 3–13.
- Cooper A., Fortey R.*, 1998. Evolutionary explosions and the phylogenetic fuse // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 13. P. 151–156.
- Cope E.D.*, 1898. Syllabus of Lectures on the Vertebrata. Philadelphia, University of Pennsylvania. xxxv+135 p.
- Czelusniak J., Goodman M., Koop B.F., Tagle D.O., Shoshani J., et al.*, 1990. Perspectives from amino acid and nucleotide sequences on cladistic relationships among higher taxa of Eutheria // *Current Mammalogy*. New York, Plenum Press: P. 545–572.
- D'Erchia A.M., Gissi C., Pesole G., Saccone C., Arnason U.*, 1996. The guinea-pig is not a rodent // *Nature*. V. 381. P. 597–600.
- Delusac F., Scally M., Madsen O., Stanhope M.J., Jong W.W. de, et al.*, 2002. Molecular phylogeny of living xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting // *Molecular Biology and Evolution*. V. 19. P. 1656–1671.
- Ding S.*, 1987. A Paleocene edentate from Nanxiong Basin, Guangdong // *Palaeontologia Sinica*. V. 173. P. 1–102.
- Domning D.P.*, 2001. The earliest known fully quadrupedal sirenian // *Nature*. V. 413. P. 625–627.
- Domning D.P., Ray C.E., McKenna M.C.*, 1986. Two new Oligocene desmostylians and a discussion of Tethytherian systematics // *Smithsonian Contributions to Paleobiology*. V. 59. P. 1–56.
- Ducrocq S., Buffetaut E., Buffetaut-Tong H., Jaeger J.-J., Jongkanjanasontorn Y., Suteethorn V.*, 1992. First fossil flying lemur: a dermopteran from the late Eocene of Thailand // *Palaeontology*. V. 35. P. 373–380.
- Eizirik E., Murphy W.J., O'Brien S.J.*, 2001. Molecular dating and biogeography of early placental mammal radiation // *Journal of Heredity*. V. 92. P. 212–219.
- Ekdale E.G., Archibald J.D., Averianov A.O.*, 2004. Petrosal bones of placental mammals from the Late Cretaceous of Uzbekistan // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 49. P. 161–176.
- Ekdale E.G., Rowe T.B.*, 2011. Morphology and variation within the bony labyrinth of zhelestids (Mammalia, Eutheria) and other therian mammals // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 31. P. 658–675.
- Emry R.J.*, 1970. A North American Oligocene pangolin and other additions to the Pholidota // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 142. P. 455–510. – 2004. The edentulous skull of the North American pangolin, *Patriomanis americanus* // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 285. P. 130–138.
- Flower W.H.*, 1883. On the arrangement of the orders and families of existing Mammalia // *Proceedings of the Zoological Society of London*. P. 178–186.
- Flynn J.J., Wesley-Hunt G.D.*, 2005. Carnivora // *The Rise of Placental Mammals. Origins and Relationships of the Major Extant Clades*. Baltimore, Johns Hopkins University Press. P. 175–198.
- Foote M., Hunter J.P., Janis C.M., Sepkoski J.J.*, 1999. Evolutionary and preservational constraints on origins of biologic groups: divergence times of eutherian mammals // *Science*. V. 283. P. 1310–1314.
- Fox R.C.*, 1977. Notes on the dentition and relationships of the Late Cretaceous insectivore *Gypsonictops* // *Canadian Journal of Earth Sciences*. V. 14. P. 1823–1831.
- Fox R.C., Scott C.S.*, 2011. A new, early Puercan (earliest Paleocene) species of *Purgatorius* (Plesiadapiformes, Primates) from Saskatchewan, Canada // *Journal of Paleontology*. V. 85. P. 537–548.
- Fox R.C., Scott C.S., Rankin B.D.*, 2010. New Early Carnivoran specimens from the Puercan (Earliest Paleocene) of Saskatchewan, Canada // *Journal of Paleontology*. V. 84. P. 1035–1039.
- Fox R.C., Youzwyshyn G.P.*, 1994. New primitive carnivorans (Mammalia) from the Paleocene of western Canada, and their bearing on relationships of the order // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 14. P. 382–404.
- Gatesy J., Geisler J.H., Chang J., Buell C., Berta A., et al.*, 2013. A phylogenetic blueprint for a modern whale //

- Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 66. P. 479–506.
- Gatesy J., Hayashi C., Cronin M., Arcander P., 1996. Evidence from milk casein genes that cetaceans are close relatives of hippopotamid artiodactyls // Molecular Biology and Evolution. V. 13. P. 954–963.
- Gatesy J., Milinkovitch M., Waddell V.G., Stanhope M.J., 1999. Stability of cladistic relationships between Cetacea and higher-level artiodactyl taxa // Systematic Biology. V. 48. P. 6–20.
- Gatesy J., O'Leary M.A., 2001. Deciphering whale origins with molecules and fossils // Trends in Ecology and Evolution. V. 16. P. 562–570.
- Gaudin T.J., Branham D.G., 1998. The phylogeny of the Myrmecophagidae (Mammalia, Xenarthra, Vermilingua) and the relationship of *Eurotamandua* to the Vermilingua // Journal of Mammalian Evolution. V. 5. P. 237–265.
- Gaudin T.J., Emry R.J., Pogue B., 2006. A new genus and species of pangolin (Mammalia, Pholidota) from the late Eocene of Inner Mongolia, China // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 26. P. 146–159.
- Geisler J.H., Uhen M.D., 2003. Morphological support for a close relationship between hippos and whales // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 23. P. 991–996. – 2005. Phylogenetic relationships of extinct cetartiodactyls: Results of simultaneous analyses of molecular, morphological, and stratigraphic data // Journal of Mammalian Evolution. V. 12. P. 145–160.
- Gheerbrant E., 2009. Paleocene emergence of elephant relatives and the rapid radiation of African ungulates // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. V. 106. P. 10717–10721.
- Gheerbrant E., Domning D.P., Tassy P., 2005. Paenungulata (Sirenia, Proboscidea, Hyracoidea, and relatives) // The Rise of Placental Mammals. Origins and Relationships of the Major Extant Clades. Baltimore, Johns Hopkins University Press. P. 84–105.
- Gheerbrant E., Rose K.D., Godinot M., 2005a. First palaeo-odont (?pholidotan) mammal from the Eocene of Europe // Acta Palaeontologica Polonica. V. 50. P. 209–218.
- Gheerbrant E., Sudre J., Cappetta H., Iarochéne M., Amaghaz M., Bouya B., 2002. A new large mammal from the Ypresian of Morocco: Evidence of surprising diversity of early proboscideans // Acta Palaeontologica Polonica. V. 47. P. 493–506.
- Gheerbrant E., Sudre J., Iarochene M., Moumni A., 2001. First ascertained African “condylarth” mammals (Primitive ungulates: cf. Bulbulodontata and cf. Phenacodonta) from the earliest Ypresian of the Ouled Abdoun Basin, Morocco // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 21. P. 107–118.
- Gheerbrant E., Sudre J., Tassy P., Amaghaz M., Bouya B., Iarochene M., 2005b. Nouvelles données sur *Phosphatherium escuilliei* (Mammalia, Proboscidea) de l'Éocène inférieur du Maroc, apports à la phylogénie des Proboscidea et des ongulés lophodontes // Geodivers. V. 27. P. 239–333.
- Gidley J.W., 1912. The lagomorphs an independent order // Science. V. 36. P. 285–286.
- Gill T., 1872. Arrangement of the families of mammals. With analytical tables // Smithsonian Miscellaneous Collections. V. 11. № 230. P. 1–98.
- Gingerich P.D., Haq M.U., Zalmout I.S., Khan I.H., Malkani M.S., 2001. Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan // Science. V. 293. P. 2239–2242.
- Gingerich P.D., Smith B.H., Simons E.L., 1990. Hind limbs of *Basilosaurus*: evidence of feet in whales // Science. V. 249. P. 154–157.
- Goswami A., 2012. A dating success story: genomes and fossils converge on placental mammal origins // EvoDevo. V. 3. P. 18.
- Goswami A., Prasad G.V.R., Upchurch P., Boyer D.M., Seiffert E.R., et al., 2011. A radiation of arboreal basal eutherian mammals beginning in the Late Cretaceous of India // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. V. 27. P. 16333–16338.
- Graur D., Duret L., Gouy M., 1996. Phylogenetic position of the order Lagomorpha (rabbits, hares and allies) // Nature. V. 379. P. 333–335.
- Graur D., Hide W.A., Li W.-H., 1991. Is the guinea-pig a rodent? // Nature. V. 351. P. 649–652.
- Gregory W.K., 1910. The orders of mammals // Bulletin of the American Museum of Natural History. V. 27. P. 1–524.
- Gregory W.K., Simpson G.G., 1926. Cretaceous mammal skulls from Mongolia // Nature. V. 118. P. 698–699. – 1926a. Cretaceous mammal skulls from Mongolia // American Museum Novitates. № 225. P. 1–20.
- Gunnell G.F., Jacobs B.F., Herendeen P.S., Head J.J., Kowalski E., et al., 2003. Oldest placental mammal from sub-Saharan Africa: Eocene microbat from Tanzania - Evidence for early evolution of sophisticated echolocation // Palaeontologia Electronica. V. 5. P. 1–10.
- Gunnell G.F., Simmons N.B., 2005. Fossil evidence and the origin of bats // Journal of Mammalian Evolution. V. 12. P. 209–246.
- Hallström B.M., Kullberg M., Nilsson M.A., Janke A., 2007. Phylogenomic data analyses provide evidence that Xenarthra and Afrotheria are sister groups // Molecular Biology and Evolution. V. 24. P. 2059–2068.
- Hand S.J., Novacek M.J., Godthelp H., Archer M., 1994. First Eocene bat from Australia // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 14. P. 375–381.
- Hartenberger J.-L., 1986. Hypothèse paléontologique sur l'origine des Macroscelidea (Mammalia) // Comptes rendus de l'Académie des sciences Série 2, Mécanique, Physique, Chimie, Sciences de l'univers, Sciences de la Terre. V. 302. P. 247–249.
- Hasegawa M., Thorne J.L., Kishino H., 2003. Time scale of eutherian evolution estimated without assuming a constant rate of molecular evolution // Genes and Genetic Systems. V. 78. P. 267–283.
- Hassanin A., Delsuc F., Ropiquet A., Hammer C., Jansen van Vuuren B., et al., 2012. Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes // Comptes Rendus Biologies. V. 335. P. 32–50.
- Honeycutt R.L., Adkins R.M., 1993. Higher level systematics of eutherian mammals: An assessment of molecular

- characters and phylogenetic hypotheses // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 24. P. 279–305.
- Hooker J.J., 2005. Perissodactyla // The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades. Baltimore, Johns Hopkins University Press. P. 159–174.
- Hooker J.J., Russell D.E., 2012. Early Palaeogene Louisinidae (Macroscelidea, Mammalia), their relationships and north European diversity // Zoological Journal of the Linnean Society. V. 164. P. 856–936.
- Horowitz I., 2000. The tarsus of *Ukhaatherium nessovi* (Eutheria, Mammalia) from the Late Cretaceous of Mongolia: an appraisal of the evolution of the ankle in basal therians // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 20. P. 547–560. – 2003. Postcranial skeleton of *Ukhaatherium nessovi* (Eutheria, Mammalia) from the Late Cretaceous of Mongolia // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 23. P. 857–868.
- Horowitz I., Storch G., Martin T., 2005. Ankle structure in Eocene pholidotan mammal *Eomanis krebsi* and its taxonomic implications // Acta Palaeontologica Polonica. V. 50. P. 545–548.
- Huchon D., Madsen O., Sibbald M.J.J.B., Ament K., Stanhope M.J., et al., 2002. Rodent phylogeny and a timescale for the evolution of Glires: Evidence from an extensive taxon sampling using three nuclear genes // Molecular Biology and Evolution. V. 19. P. 1053–1065.
- Huxley T.H., 1880. On the application of the laws of evolution to the arrangement of the Vertebrata and more particularly of the Mammalia // Proceedings of the Zoological Society of London. V. 43. P. 649–662.
- Janěčková J.E., Miller W., Pringle T.H., Wiens F., Zitzmann A., et al., 2007. Molecular and genomic data identify the closest living relative of primates // Science. V. 318. P. 792–794.
- Janke A., Gemmill N.J., Feldmaier-Fuchs G., von Haesler A., Paabo S., 1996. The mitochondrial genome of a monotreme—the platypus (*Ornithorhynchus anatinus*) // Journal of Molecular Evolution. V. 42. P. 153–159.
- Janke A., Magnell O., Wiczorek G., Westerman M., Arnason U., 2002. Phylogenetic analysis of 18S rRNA and the mitochondrial genomes of the wombat, *Vombatus ursinus*, and the spiny anteater, *Tachyglossus aculeatus*: increased support for the Marsupionta hypothesis // Journal of Molecular Evolution. V. 54. P. 71–80.
- Jepsen G.L., 1966. Early Eocene bat from Wyoming // Science. V. 154. P. 1333–1339.
- Ji Q., Luo Z.-X., Yuan C.-X., Wible J.R., Zhang J.-P., Georg J.A., 2002. The earliest known eutherian mammal // Nature. V. 416. P. 816–822.
- Kay R.F., Thewissen J.G.M., Yoder A.D., 1992. Cranial anatomy of *Ignacius graybullianus* and the affinities of the Plesiadapiformes // American Journal of Physical Anthropology. V. 89. P. 477–498.
- Kay R.F., Thorington R.W. Jr., Houde P., 1990. Eocene plesiadapiform shows affinities with flying lemurs not primates // Nature. V. 345. P. 342–344.
- Kielan-Jaworowska Z., 1969. Preliminary data on the Upper Cretaceous eutherian mammals from Bayn Dzak, Gobi Desert // Palaeontologia Polonica. V. 19. P. 171–191. – 1975. Preliminary description of two new eutherian genera from the Late Cretaceous of Mongolia // Palaeontologia Polonica. V. 33. P. 5–16.
- Kielan-Jaworowska Z., Cifelli R.L., Luo Z.-X., 2004. Mammals from the Age of Dinosaurs: Origins, Evolution, and Structure. New York: Columbia University Press. 630 p.
- Kielan-Jaworowska Z., Dashzeveg D., 1989. Eutherian mammals from the Early Cretaceous of Mongolia // Zoologica Scripta. V. 18. P. 347–355.
- Kondrashov P., Agadjanian A.K., 2012. A nearly complete skeleton of *Ernanodon* (Mammalia, Palaeoanodonta) from Mongolia: Morphofunctional analysis // Journal of Vertebrate Paleontology. V. 32. P. 983–1001.
- Kriegs J.O., Churakov G., Kieffmann M., Jordan U., Brosius J., Schmitz J., 2006. Retroposed elements as archives for the evolutionary history of placental mammals // PLoS Biology. V. 4. P. e91.
- Kumar S., Hedges S.B., 1998. A molecular timescale for vertebrate evolution // Nature. V. 392. P. 917–920.
- Lamarck J.-B., 1809. Philosophie zoologique ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux. Paris, Dentu. T. 1. 422 p., T. 2. 450 p.
- Lillegraven J.A., 1969. Latest Cretaceous mammals of upper part of Edmonton Formation of Alberta, Canada, and review of marsupial-placental dichotomy in mammalian evolution. University of Kansas Paleontological Contributions. V. 50. P. 1–122.
- Linnaeus C., 1766. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. V. 1. Regnum Animale. Stockholm, Laurentii Salvii. 532 p.
- Liu F.-G.R., Miyamoto M.M., Freire N.P., Ong P.Q., Tennant M.R., et al., 2001. Molecular and morphological supertrees for eutherian (placental) mammals // Science. V. 291. P. 1786–1789.
- Lopatin A.V., 2006. Early Paleogene insectivore mammals of Asia and establishment of the major groups of Insectivora // Paleontological Journal. V. 40. P. S205–S405.
- Luckett W.P., Hong N., 1998. Phylogenetic relationships between the orders Artiodactyla and Cetacea: a combined assessment of morphological and molecular evidence // Journal of Mammalian Evolution. V. 5. P. 127–182.
- Luo Z.-X., Yuan C.-X., Meng Q.-J., Ji Q., 2011. A Jurassic eutherian mammal and divergence of marsupials and placentals // Nature. V. 476. P. 442–445.
- MacPhee R.D.E., 1994. Morphology, adaptations, and relationships of *Plesiorycteropus*: and a diagnosis of a new order of eutherian mammals // Bulletin of the American Museum of Natural History. V. 220. P. 1–214.
- Madsen O., Scally M., Douady C.J., Kao D.J., DeBry R.W., et al., 2001. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals // Nature. V. 409. P. 610–614.
- Malia M.J. Jr., Adkins R.M., Allard M.W., 2002. Molecular support for Afrotheria and the polyphyly of Lipotyphla based on analyses of the growth hormone receptor gene // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 24. P. 91–101.
- Marivaux L., Bocat L., Chaimanee Y., Jaeger J.-J., Marandat B., et al., 2006. Cynocephalid dermopterans from the Palaeogene of South Asia (Thailand, Myanmar and

- Pakistan): systematic, evolutionary and palaeobiogeographic implications // *Zoologica Scripta*. V. 35. P. 395–420.
- Matthew W.D., 1918. A revision of the lower Eocene Wasatch and Wind River faunas. Part V. Insectivora (continued), Glires, Edentata // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 38. P. 565–657. — 1943. Relationships of the orders of mammals // *Journal of Mammalogy*. V. 24. P. 304–311.
- McKenna M.C., 1975. Towards a phylogenetic classification of the Mammalia // *Phylogeny of the Primates*. New York, Plenum Press: 21–46.
- McKenna M.C., Bell S.K., 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. New York: Columbia University Press. 631 p.
- Meng J., 2004. Phylogeny and divergence of basal Glires // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 285. P. 93–109.
- Meng J., Hu Y.-M., Li C.-K., 2003. The osteology of *Rhombomylus* (Mammalia, Glires): Implications for phylogeny and evolution of Glires // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 275. P. 1–247.
- Meng J., Wyss A.R., 2005. Glires (Lagomorpha, Rodentia) // *The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 145–158.
- Meredith R.W., Janečka J.E., Gatesy J., Ryder O.A., Fisher C.A., et al., 2011. Impacts of the Cretaceous terrestrial revolution and KPg extinction on mammal diversification // *Science*. V. 334. P. 521–524.
- Mindell D.P., Dick C.W., Baker R.J., 1991. Phylogenetic relationships among megabats, microbats, and primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 88. P. 10322–10326.
- Mones A., 1987. Gondwanatheria, un nuevo orden de mamíferos del sudamericanos (Mammalia: Edentata: ?Xenarthra) // *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*. V. 1. P. 237–240.
- Murphy W.J., Eizirik E., Johnson W.E., Zhang Y.P., Ryder O.A., O'Brien S.J., 2001. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals // *Nature*. V. 409. P. 614–618.
- Murphy W.J., Eizirik E., O'Brien S.J., Madsen O., Scally M., et al., 2001a. Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian phylogenetics // *Science*. V. 294. P. 2348–2351.
- Murphy W.J., Pevzner P.A., O'Brien S.J., 2004. Mammalian phylogenomics comes of age // *Trends in Genetics*. V. 20. P. 631–639.
- Murphy W.J., Pringle T.H., Crider T.A., Springer M.S., Miller W., 2007. Using genomic data to unravel the root of the placental mammal phylogeny // *Genome Research*. V. 17. P. 413–421.
- Nery M.F., González D.J., Hoffmann F.G., Opazo J.C., 2012. Resolution of the laurasiatherian phylogeny: evidence from genomic data // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 64. P. 685–689.
- Nesov L.A., Archibald J.D., Kielan-Jaworowska Z., 1998. Ungulate-like mammals from the Late Cretaceous of Uzbekistan and a phylogenetic analysis of Ungulato-morpha // *Bulletin of the Carnegie Museum of Natural History*. V. 34. P. 40–88.
- Ni X., Meng J., Beard K.C., Gebo D.L., Wang Y., Li C.-K., 2010. A new tarkadectine primate from the Eocene of Inner Mongolia, China: phylogenetic and biogeographic implications // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 277. P. 247–256.
- Nikolaev S., Montoya-Burgos J.I., Margulies E.H., Rougemont J., Nyffeler B., Antonarakis S.E., 2007. Early history of mammals is elucidated with the ENCODE multiple species sequencing data // *PLoS Genetics*. V. 3. P. e2.
- Nishihara H., Maruyama S., Okada N., 2009. Retroposon analysis and recent geological data suggest near-simultaneous divergence of the three superorders of mammals // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 106. P. 5235–5240.
- Novacek M.J., 1977. A review of Paleocene and Eocene Leptictidae (Eutheria: Mammalia) from North America // *Paleobios*. № 24. P. 1–42. — 1982. Information for molecular studies from anatomical and fossil evidence on higher eutherian phylogeny // *Macromolecular sequences in Systematic and Evolutionary Biology*. New York: Plenum Press. P. 3–41. — 1986. The skull of leptictid insectivorans and the higher-level classification of eutherian mammals // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 183. P. 1–112. — 1992. Fossils, topologies, missing data, and the higher level phylogeny of eutherian mammals // *Systematic Biology*. V. 41. P. 58–73. — 1993. Reflections on higher mammalian phylogenetics // *Journal of Mammalian Evolution*. V. 1. P. 3–30.
- Novacek M.J., Rougier G.W., Wible J.R., McKenna M.C., Dashzeveg D., Horovitz I., 1997. Epipubic bones in eutherian mammals from the Late Cretaceous of Mongolia // *Nature*. V. 389. P. 483–486.
- Novacek M.J., Wyss A.R., 1986. Higher-level relationships of the Recent eutherian orders: morphological evidence // *Cladistics*. V. 2. P. 257–287.
- O'Connor T., Sundberg K., Carroll H., Clement M., Snell Q., 2010. Analysis of long branch extraction and long branch shortening // *BMC Genomics*. V. 11. P. S14.
- O'Leary M.A., Bloch J.I., Flynn J.J., Gaudin T.J., Giallombardo A., et al., 2013. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals // *Science*. V. 339. P. 662–667.
- O'Leary M.A., Gatesy J., 2008. Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): combined analysis including fossils // *Cladistics*. V. 24. P. 397–442.
- Osborn H.F., 1910. *The Age of Mammals in Europe, Asia and North America*. New York: Macmillan Company. 635 p.
- Penkrot T.A., Zack S.P., Rose K.D., Bloch J.I., 2008. Postcranial morphology of *Apheliscus* and *Haplomylus* (Condylarthra, Apheliscidae): Evidence for a Paleocene Holarctic origin of Macroscelidea // *Mammalian Evolutionary Morphology. A Tribute to Frederick S. Szalay*. Springer. P. 73–106.
- Penny D., Hasegawa M., 1997. Molecular systematics. The platypus put in its place // *Nature*. V. 387. P. 549–550.

- Pettigrew J.D., 1986. Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain // *Science*. V. 231. P. 1304–1306.
- Pettigrew J.D., Jamieson B.G.M., Robson S.K., Hall L.S., McAnally K.I., Cooper H.M., 1989. Phylogenetic relations between microbats, megabats and primates (Mammalia: Chiroptera and Primates) // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*. V. 325. P. 489–559.
- Prasad A.B., Allard M.W., Green E.D., 2008. Confirming the phylogeny of mammals by use of large comparative sequence data sets // *Molecular Biology and Evolution*. V. 25. P. 1795–1808.
- Prasad G.V.R., Verma O., Sahni A., Parmar V., Khosla A., 2007. A Cretaceous hoofed mammal from India // *Science*. V. 318. P. 937.
- Price S.A., Bininda-Emonds O.R.P., Gittleman J.L., 2005. A complete phylogeny of the whales, dolphins and even-toed hoofed mammals (Cetartiodactyla) // *Biological Reviews*. V. 80. P. 445–473.
- Queiroz K. de, 2007. Toward an integrated system of clade names // *Systematic Biology*. V. 56. P. 956–974.
- Rasmussen D.T., Gagnon M., Simons E.L., 1990. Taxeopody in the carpus and tarsus of Oligocene Pliohyracidae (Mammalia: Hyracoidea) and the phyletic position of hyraxes // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 87. P. 4688–4691.
- Reeder D.M., Helgen K.M., Wilson D.E., 2007. Global trends and biases in new mammal species discoveries // *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*. V. 269. P. 1–36.
- Roca A.L., Bar-Gal G.K., Eizirik E., Helgen K.M., Maria R., et al., 2004. Mesozoic origin for West Indian insectivores // *Nature*. V. 429. P. 649–651.
- Rose K.D., 1999. *Eurotamandua* and Palaeonodonta: convergent or related? // *Paläontologische Zeitschrift*. V. 73. P. 395–401. — 1999a. Postcranial skeleton of Eocene Leptictidae (Mammalia), and its implications for behavior and relationships // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 19. P. 355–372. — 2006. *The Beginning of the Age of Mammals*. Baltimore, John Hopkins University Press: xv + 428 p.
- Rose K.D., Emry R.J., Gaudin T.J., Storch G., 2005. Xenarthra and Pholidota // *The Rise of Placental Mammals. Origins and Relationships of the Major Extant Clades*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 106–126.
- Rougier G.W., Wible J.R., Novacek M.J., 1998. Implications of *Deltatheridium* specimens for early marsupial history // *Nature*. V. 396. P. 459–463.
- Sánchez-Villagra M.R., Narita Y., Kuratani S., 2007. Thoracolumbar vertebral number: the first skeletal synapomorphy for afrotherian mammals // *Systematics and Biodiversity*. V. 5. P. 1–7.
- Schneider A., Cannarozzi G.M., 2009. Support patterns from different outgroups provide a strong phylogenetic signal // *Molecular Biology and Evolution*. V. 26. P. 1259–1572.
- Seiffert E.R., 2010. The oldest and youngest records of afrosoricid placentals from the Fayum Depression of northern Egypt // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 55. P. 599–616.
- Seiffert E.R., Simons E.L., 2000. *Widanelfarasia*, a diminutive placental from the late Eocene of Egypt // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 97. P. 2646–2651.
- Seiffert E.R., Simons E.L., Ryan T., Bown T.M., Attia Y., 2007. New remains of Eocene and Oligocene Afrosoricida (Afrotheria) from Egypt, with implications for the origin(s) of afrosoricid zalambdodonty // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 27. P. 963–972.
- Shoshani J., McKenna M.C., 1998. Higher taxonomic relationships among extant mammals based on morphology, with selected comparisons of results from molecular data // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 9. P. 572–584.
- Silcox M.T., 2003. New discoveries on the middle ear anatomy of *Ignacius graybullianus* (Paromomyidae, Primates) from ultra high resolution X-ray computed tomography // *Journal of Human Evolution*. V. 44. P. 73–86.
- Silcox M.T., Bloch J.I., Sargis E.J., Boyer D.M., 2005. Euarchonta (Dermoptera, Scandentia, Primates) // *The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. P. 127–144.
- Silcox M.T., Dalmy C.K., Bloch J.I., 2009. Virtual endocast of *Ignacius graybullianus* (Paromomyidae, Primates) and brain evolution in early primates // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 106. P. 10987–10992.
- Simmons N.B., 1994. The case for chiropteran monophyly // *American Museum Novitates*. № 3103. P. 1–54. — 2005. Chiroptera // *The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 159–174.
- Simmons N.B., Geisler J.H., 1998. Phylogenetic relationships of *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, and *Palaeochiropteryx* to extant bat lineages, with comments on the evolution of echolocation and foraging strategies in Microchiroptera // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 235. P. 1–182.
- Simmons N.B., Seymour K.L., Habersetzer J., Gunnell G.F., 2008. Primitive early Eocene bat from Wyoming and the evolution of flight and echolocation // *Nature*. V. 451. P. 818–821.
- Simons E.L., Holroyd P.A., Bown T.M., 1991. Early tertiary elephant-shrews from Egypt and the origin of the Macroscelidea // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 88. P. 9734–9737.
- Simpson G.G., 1928. Further notes on Mongolian Cretaceous mammals // *American Museum Novitates*. № 329. P. 1–14. — 1931. *Metacheiromys* and the Edentata // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 59. P. 295–381. — 1945. *The principles of classification and a classification of mammals* // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 85, i-xvi + 1-350.
- Smith T., Rana R.S., Missiaen P., Rose K.D., Sahni A., et al., 2007. High bat (Chiroptera) diversity in the Early Eocene of India // *Naturwissenschaften*. V. 94. P. 1003–1009.
- Song S., Liu L., Edwards S.V., Wu S., 2012. Resolving conflict in eutherian mammal phylogeny using phylogenomics and the multispecies coalescent model // *Pro-*

- ceedings of the National Academy of Sciences USA. V. 109. P. 14942–14947.
- Springer M.S., 1997. Molecular clocks and the timing of the placental and marsupial radiations in relation to the Cretaceous-Tertiary boundary // *Journal of Mammalian Evolution*. V. 4. P. 285–302.
- Springer M.S., Amrine H.M., Burk A., Stanhope M.J., 1999. Additional support for Afrotheria and Paenungulata, the performance of mitochondrial versus nuclear genes, and the impact of data partitions with heterogeneous base composition // *Systematic Biology*. V. 48. P. 65–75.
- Springer M.S., Burk-Herrick A., Meredith R., Eizirik E., Teeling E.C., et al., 2007. The adequacy of morphology for reconstructing the early history of placental mammals // *Systematic Biology*. V. 56. P. 673–684.
- Springer M.S., Cleven G.C., Madsen O., Jong W.W. de, Waddell V.G., et al., 1997. Endemic African mammals shake the phylogenetic tree // *Nature*. V. 388. P. 61–64.
- Springer M.S., Meredith Smith M., Janeček J.E., Murphy W.J., 2011. The historical biogeography of Mammalia // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*. V. 366. P. 2478–2502.
- Springer M.S., Murphy W.J., Eizirik E., O'Brien S.J., 2003. Placental mammal diversification and the Cretaceous-Tertiary boundary // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 100. P. 1056–1061. – 2005. Molecular evidence for major placental clades // *Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Clades*. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. 37–49.
- Springer M.S., Stanhope M.J., Madsen O., Jong W.W. de, 2004. Molecules consolidate the placental mammal tree // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 19. P. 430–438.
- Stanhope M.J., Madsen O., Waddell V.G., Cleven G.C., Jong W.W. de, Springer M.S., 1998. Highly congruent molecular support for a diverse superordinal clade of endemic African mammals // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 9. P. 501–508.
- Stanhope M.J., Waddell V.G., Madsen O., Jong W.W. de, Hedges S.B., et al., 1998a. Molecular evidence for multiple origins of Insectivora and for a new order of endemic African insectivore mammals // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 95. P. 9967–9972.
- Storch G., 1978. *Eomanis waldi*, ein Schuppentier aus dem Mittel-Eozän der “Grube Messel” bei Darmstadt (Mammalia: Pholidota) // *Senckenbergiana lethaea*. V. 59. P. 503–529. – 1981. *Eurotamandua joresi*, ein Myrmecophagide aus dem Eozän der “Grube Messel” bei Darmstadt (Mammalia, Xenarthra) // *Senckenbergiana lethaea*. V. 61. P. 503–529.
- Storch G., Habersetzer J., 1991. Rückverlagerte Choanen und akzessorische Bulla tympanica bei rezenten *Vermilingua* und *Eurotamandua* aus dem Eozän von Messel (Mammalia: Xenarthra) // *Zeitschrift für Säugetierkunde*. V. 56. P. 257–271.
- Szalay F.S., 1977. Phylogenetic relationships and a classification of eutherian Mammalia // *Major Patterns in Vertebrate Evolution*. New York: Plenum Press. P. 315–374.
- Szalay F.S., Lucas S.G., 1993. Cranioskeletal morphology of archontans, and diagnoses of Chiroptera, Volitantia, and Archonta // *Primates and their Relatives in Phylogenetic Perspective*. New York: Plenum Press. P. 187–226. – 1996. The postcranial morphology of Paleocene *Chriacus* and *Mixodectes* and the phylogenetic relationships of archontan mammals // *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*. V. 7. P. 1–47.
- Szalay F.S., McKenna M.C., 1971. Beginning of the age of mammals in Asia: The Late Paleocene Gashato fauna, Mongolia // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 144. P. 269–318.
- Szalay F.S., Schrenk F., 1998. The middle Eocene *Eurotamandua* and a Darwinian phylogenetic analysis of “edentates” // *Kaupia*. V. 7. P. 97–186.
- Tabuce R., Antunes M.T., Sigé B., 2009. A new primitive bat from the earliest Eocene of Europe // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 29. P. 627–630.
- Tabuce R., Antunes M.T., Smith R., Smith T., 2006. Dental and tarsal morphology of the European Paleocene/Eocene ‘condylarth’ mammal *Microhyus* // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 51. P. 37–52.
- Tabuce R., Coiffait B., Coiffait P.-E., Mahboubi M., Jaeger J.-J., 2001. A new genus of Macroscelidea (Mammalia) from the Eocene of Algeria: a possible origin for elephant-shrews // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 21. P. 535–546.
- Tabuce R., Jaeger J.-J., Marivaux L., Salem M., Bilal A.A., et al., 2012. New stem elephant-shrews (Mammalia, Macroscelidea) from the Eocene of Dur At-Talah, Libya // *Palaeontology*. V. 55. P. 945–955.
- Tabuce R., Marivaux L., Adaci M., Bensalah M., Hartenberger J.-L., et al., 2007. Early Tertiary mammals from North Africa reinforce the molecular Afrotheria clade // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 274. P. 1159–1166.
- Teeling E.C., Scally M., Kao D.J., Romagnoli M.L., Springer M.S., Stanhope M.J., 2000. Molecular evidence regarding the origin of echolocation and flight in bats // *Nature*. V. 403. P. 188–192.
- Tejedor M.F., Czaplewski N.J., Goin F.J., Aragón E., 2005. The oldest record of South American bats // *Journal of Vertebrate Paleontology*. V. 25. P. 990–993.
- Theodor J.M., 2004. Molecular clock divergence estimates and the fossil record of Cetartiodactyla // *Journal of Paleontology*. V. 78. P. 39–44.
- Thomas O., 1887. On the homologies and succession of the teeth in the Dasyuridae, with an attempt to trace the history of the evolution of mammalian teeth in general // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*. V. 178. P. 443–462.
- Tong Y., 1988. Fossil tree shrews from the Eocene Hetaoyuan Formation of Xichuan, Henan // *Vertebrata Palasiatica*. V. 26. P. 214–220.
- van Dijk M.A.M., Madsen O., Catzeflis F.M., Stanhope M.J., Jong W.W. de, Pagel M., 2001. Protein sequence signatures support the African clade of mammals // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 98. P. 188–193.
- Van Valen L.M., Sloan R.E., 1965. The earliest primates // *Science*. V. 150. P. 743–745.
- Vizcaíno S.F., 2009. The teeth of the “toothless”: novelties and key innovations in the evolution of xenarthrans (Mammalia, Xenarthra) // *Paleobiology*. V. 35. P. 343–366.
- Waddell P.J., Cao Y., Hasegawa M., Mindell D.P., 1999. Assessing the Cretaceous superordinal divergence times

- within birds and placental mammals by using whole mitochondrial protein sequences and an extended statistical framework // *Systematic Biology*. V. 48. P. 119–137.
- Waddell P.J., Cao Y., Hauf J., Hasegawa M., 1999a. Using novel phylogenetic methods to evaluate mammalian mtDNA, including amino acid-invariant sites-LogDet plus site stripping, to detect internal conflicts in the data, with special reference to the positions of hedgehog, armadillo, and elephant // *Systematic Biology*. V. 48. P. 31–53.
- Waddell P.J., Okada N., Hasegawa M., 1999b. Towards resolving the interordinal relationships of placental mammals // *Systematic Biology*. V. 48. P. 1–5.
- Wagele J.-W., 1999. Major sources of errors in phylogenetic systematics // *Zoologischer Anzeiger*. V. 238. P. 329–337.
- Wesley P.D., Dobigny G., Waddell P.J., Robinson T.J., 2007. Evolutionary history of LINE-1 in the major clades of placental mammals // *PLoS One*. V. 2. P. e158.
- Wesley-Hunt G.D., Flynn J.J., 2005. Phylogeny of the Carnivora: Basal Relationships Among the Carnivoramorpha, and Assessment of the Position of 'Miacoidea' Relative to Carnivora // *Journal of Systematic Palaeontology*. V. 3. P. 1–28.
- Whidden H.P., 2002. Extrinsic snout musculature in Afrotheria and Lipotyphla // *Journal of Mammalian Evolution*. V. 9. P. 161–184.
- Wible J.R., Novacek M.J., 1988. Cranial evidence for the monophyletic origin of bats // *American Museum Novitates*. № 2911. P. 1–19.
- Wible J.R., Novacek M.J., Rougier G.W., 2004. New data on the skull and dentition in the Mongolian Late Cretaceous eutherian mammal *Zalambdalestes* // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 281. P. 1–144.
- Wible J.R., Rougier G.W., Novacek M.J., Asher R.J., 2007. Cretaceous eutherians and Laurasian origin for placental mammals near the K/T boundary // *Nature*. V. 447. P. 1003–1006. — 2009. The eutherian mammal *Maelestes gobiensis* from the Late Cretaceous of Mongolia and the phylogeny of Cretaceous Eutheria // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 327. P. 1–123.
- Wildman D.E., Uddin M., Opazo J.C., Liu G., Lefort V., et al., 2007. Genomics, biogeography, and the diversification of placental mammals // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 104. P. 14395–14400.
- Wilson D.E., Reeder D.M., 2005. Introduction // *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. Third Edition. Baltimore: Johns Hopkins University Press. P. xxiii–xxxiv.
- Wortman J.L., 1918. *Psittacotherium*, a member of a new and primitive suborder of the Edentata // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 8. P. 259–262.
- Zack S.P., Penkrot T.A., Bloch J.I., Rose K.D., 2005. Affinities of 'hyopsodontids' to elephant shrews and a Holarctic origin of Afrotheria // *Nature*. V. 434. P. 497–501.
- Zack S.P., Penkrot T.A., Krause D.W., Maas M.C., 2005a. A new apfeliscine “condylarth” mammal from the late Paleocene of Montana and Alberta and the phylogeny of “hyopsodontids” // *Acta Palaeontologica Polonica*. V. 50. P. 809–830.
- Zhou X., Xu S., Xu J., Chen B., Zhou K., Yang G., 2012. Phylogenomic analysis resolves the interordinal relationships and rapid diversification of the Laurasiatherian mammals // *Systematic Biology*. V. 61. P. 150–164.
- Zhou X., Xu S., Yang Y., Zhou K., Yang G., 2011. Phylogenomic analyses and improved resolution of Cetartiodactyla // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 61. P. 255–264.
- Zoller S., Schneider A., 2013. Improving phylogenetic inference with a semiempirical amino acid substitution model // *Molecular Biology and Evolution*. V. 30. P. 469–479.

## HIGH-LEVEL SYSTEMATICS OF PLACENTAL MAMMALS: THE CURRENT STATUS OF THE PROBLEM

A. O. Averianov<sup>1</sup>, A. V. Lopatin<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia

<sup>2</sup>Geological Faculty, Saint Petersburg University, St. Petersburg 199034, Russia

<sup>3</sup>Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow 117997, Russia

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

According to the molecular data, the modern clades of placental mammals can be grouped into four supraordinal taxa (Xenarthra, Afrotheria, Euarchontoglires, and Laurasiatheria), whose phylogenetic interrelationships have been treated inconsistently. Among these taxa, the group Afrotheria has no morphological support. Within this group, there are orders that are clearly related to “condylarthrs” (“afroungulates”) and to insectivores (“afrosoricids”). The radiation of placental mammals (the crown clade Placentalia) started before the K-T boundary on the northern continents. Laurasiatheria are likely to be the oldest clade of placentals: the diversification of Lipotyphla started ~80 Mya (Campanian) and of Uungulata — ~70 Mya (Maastriichtian). It is argued that the fossil record is the only reliable way to test the phylogenetic hypotheses based on the material of the molecular and morphological studies of the recent taxa.

**Keywords:** mammals, placentals, phylogeny, systematics.