

УДК 569.33:551.793(729.1)

СМЕНА ЗУБОВ У NESOPHONTIDAE (LIPOTYPHILA, MAMMALIA) ИЗ ПЛЕЙСТОЦЕНА КУБЫ

© 2021 г. Академик РАН А. В. Лопатин*

Поступило 11.11.2020 г.

После доработки 21.11.2020 г.

Принято к публикации 22.11.2020 г.

На материалах по *Nesophontes major* Arredondo, 1970 и *N. micrus* Allen, 1917 из пещеры Эль-Аброн (Республика Куба, провинция Пинар-дель-Рио, поздний плейстоцен) впервые для Nesophontidae обнаружено наличие молочных премоляров и установлена смена C^1 , P^2 , P^4 , I_1 , I_2 , I_3 , P_2 и P_4 . В онтогенезе смена зубов (кроме P^1 и P_1) происходила после прорезывания моляров, но до достижения животным взрослых размеров. По характеру процесса зубной смены незофонтиды отличаются от большинства представителей Lipotyphila и сближаются с Solenodontidae.

Ключевые слова: *Nesophontes*, Nesophontidae, молочные премоляры, смена зубов, поздний плейстоцен, Куба

DOI: 10.31857/S2686738921020189

Незофонты (Nesophontidae) известны в ископаемой летописи островов Карибского региона с позднего плейстоцена до позднего голоцена. Последние представители этого эндемичного семейства насекомых вымерли около 500 лет назад [1, 2].

В настоящее время морфологически хорошо обоснована валидность семи видов *Nesophontes*: *N. edithae* Anthony, 1916 (Пуэрто-Рико, Вьекес, Сент-Джон, Сент-Томас), *N. zamicrosus* Miller, 1929, *N. paramicrosus* Miller, 1929 (Гаити), *N. hypomicrosus* Miller, 1929 (Гаити, Гонав), *N. major* Arredondo, 1970 (Куба), *N. micrus* Allen, 1917 (Куба, Хувентуд) и *N. hemicungulus* Morgan et al., 2019 (Кайман-Брак, Большой Кайман) [3–5]. Эти выводы согласуются с новейшими результатами протеомного анализа [6] и молекулярно-генетических исследований [7].

Незофонты известны по многочисленным ископаемым и субфоссильным остаткам из пещерных местонахождений. В некоторых местах найдены остатки сотен особей, включая многочисленные черепные и нижнечелюстные фрагменты с зубами [4, 8]. При этом некоторые характеристики зубной системы незофонтов остаются плохо изученными. В частности, до настоящего времени имелось очень мало сведений о смене и порядке прорезывания зубов у незофонтов [4, 9, 10],

полностью отсутствовали данные о молочных премолярах.

Г. Энтони [9, с. 74] отметил наличие субпремоляриформного молочного нижнего клыка (DC_1) у молодой половозрелой особи *N. edithae*. У этого экземпляра в одной альвеоле с DC_1 находится постоянный клык (C_1), вершина которого видна у основания молочного клыка. DC_1 существенно ниже C_1 , сильнее наклонен вперед и имеет лучше развитый задний выступ. Энтони полагал [9, с. 90], что на этой возрастной стадии функционировали молочные резцы.

С. Макдауэлл [10, с. 160] с помощью рентгенографии обнаружил у изученной Энтони молодой особи *N. edithae* эмалевый колпачок зачаточного второго резца (I_2) в глубине альвеолы DI_2 , но не отметил каких-либо следов DI_1 , DI_3 и молочных премоляров. Макдауэлл полагал, что столь скудная представленность молочных зубов в весьма обильных по числу особей материалах может быть связана с тем, что молочные зубы незофонтов выпадали очень рано в онтогенезе — еще до того, как зверьки начинали активно самостоятельно питаться на поверхности земли, становясь добычей хищных птиц и попадая в пещерные тафоценозы [10, с. 149]. Для молочных премоляров он рассматривал также альтернативную возможность — предполагал, что именно молочная смена функционировала в течение жизни животных, тогда как постоянная смена не проявлялась вовсе [10, с. 150, 160]. В итоге Макдауэлл предложил следующую последовательность прорезывания

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка
Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: alop@paleo.ru

нижних зубов у *Nesophontes*: $-DI_2-DC_1----$
 $M_1M_2M_3I_1I_2I_3C_1P_1P_2-P_4$ (при зубной формуле
 $I^{1-3}/_{1-3}C^1/_1P^{1-2,4}/_{1-2,4}M^{1-3}/_{1-3}$), и заключил, что на-
 личие молочной смены зубов (по меньшей мере,
 DI_2 и DC_1) резко отличает незофонтид от земле-
 роичковых (*Soricidae*) [10, с. 160].

Б. Ржебик-Ковальская и Б. Волошин [4, с. 159,
 рис. 3Н, табл. 4] отметили DC_1 у двух субфосиль-
 ных молодых экземпляров *N. major* (Куба, Хувен-
 туд; минимальное число особей в выборке — 102).
 Они показали, что у этого вида DC_1 также отлича-
 ется от C_1 меньшими размерами (включая высо-
 ту) и субпремоляриформным строением корон-
 ки.

Для исследования смены зубов у незофонтов
 необходимо изучение массовых материалов при
 целенаправленном внимании к остаткам наибо-
 лее молодых особей.

В настоящей статье приведены результаты ис-
 следования наиболее полных образцов *Nesophon-
 tes major* и *N. micrus* из верхнеплейстоценовых от-
 ложений пещеры Эль-Аброн в горах Сьерра-де-
 ла-Гуира (Sierra de La Güira), муниципалитет
 Лос-Паласиос (Los Palacios), провинция Пинар-
 дель-Рио Республики Куба (координаты $22^{\circ}40'$ с.ш.,
 $83^{\circ}28'$ з.д.) [11]. В ноябре 2019 г. здесь проводила
 сборы ископаемых остатков Совместная россий-
 ско-кубинская палеонтологическая экспедиция
 (СРКПЭ). Основной изученный материал проис-
 ходит из слоя (уровня) VII (радиоуглеродная да-
 тировка 17406 ± 161 лет, калиброванный возраст
 $20050-21474$ лет; см. [11]), дополнительно изуче-
 ны образцы из нижележащих слоев IX и VIII и вы-
 шележащих слоев VI и V.

Материал хранится в Палеонтологическом ин-
 ституте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) в Москве.
 Фотографии сделаны с помощью сканирующего
 электронного микроскопа Tescan Vega II ХМУ,
 рентгенографическое и томографическое иссле-
 дование проведено на рентгеновском микро-
 томографе SkyScan 1172 в ПИН. Измерения в мм.

Всего изучено более 40 черепных фрагментов и
 свыше 200 нижнечелюстных костей *N. major*, а
 также около 20 черепных фрагментов и более 100
 нижнечелюстных костей *N. micrus*. Представлены
 экземпляры с C^1 , P^1 , P^2 , P^4 , M^1 , M^2 , M^3 , I_1 , I_2 , I_3 , C_1 ,
 P_1 , DP_2 , P_2 , DP_4 , P_4 , M_1 , M_2 , M_3 (включая C^1 , P^2 , I_1 ,
 I_2 , I_3 , C_1 , P_2 , P_4 в состоянии прорезывания). В их
 числе экз. ПИН, №№ 5807/253, 254 из слоя VIII
 (глубина 2.35 м), экз. ПИН, № 5807/255 из слоя VII
 (глубина 1.5–1.54 м), экз. ПИН, №№ 5807/261–266
 из слоя VII (глубина 1.2–1.5 м), экз. ПИН,
 № 5807/260 из слоя VII (глубина 1.25 м), экз.
 ПИН, №№ 5807/67, 71, 75, 77, 78, 267 из слоя VII (без
 указания глубины), экз. ПИН, №№ 5807/269–273
 из слоя VI (без указания глубины), экз. ПИН,
 №№ 5807/275–277 из слоя V (глубина 0.45–0.5 м).

На фрагментарном черепе *Nesophontes major*
 (экз. ПИН, № 5807/269) впервые обнаружены
 свидетельства смены верхних зубов в локусах C^1 ,
 P^2 и P^4 (рис. 1). Левый C^1 и оба P^2 не прорезались
 из альвеол, их вершины лишь немного выступают
 за альвеолярный край верхнечелюстных костей.
 Основание и корни клыка не сформированы,
 межкорневой перегородки нет, коронка развер-
 нута в альвеоле (передняя сторона обращена
 лингвально) и наклонена вперед. Передняя и ан-
 теролингвальная бороздки C^1 (предположитель-
 но, служившие для стока яда, см. [12]) хорошо вы-
 ражены. Альвеолы P^1 с межкорневой перегород-
 кой без следов резорбции, что указывает на
 отсутствие смены зубов в этом локусе. P^2 одно-
 вершинный, вершина слегка загнута назад, корни
 короткие. Межкорневая перегородка альвеолы
 DP^2/P^2 резорбирована. Оба P^4 не сохранились, но
 их альвеолы широко раскрыты и не имеют меж-
 корневых перегородок, что указывает на недав-
 ную (или неоконченную) смену зубов этого ло-
 куса. M^1 апикально стертые, с резкими, едва стер-
 тыми гребнями. Альвеолярная длина C^1-M^3 —
 11.5 (левые), 11.3 (правые). Размеры M^1 (длина \times
 \times ширина): 2.4×2.9 (левый, правый).

Среди материалов по *N. major* представлены
 нижнечелюстные кости с I_3 , C_1 , P_2 и P_4 на разных
 стадиях прорезывания, а также фрагмент нижней
 челюсти молодой особи (экз. ПИН, № 5807/254)
 с несформированными краями альвеол M_1-M_3
 (табл. 1).

Сохранившийся I_3 (экз. ПИН, № 5807/271;
 рис. 2а–2в) смещен из своей альвеолы в альвеолу
 DC_1/C_1 (из-за резорбции и частичного разруше-
 ния вентральной части межальвеолярной стенки
 DI_3/DC_1) и налегает сверху на клык C_1 .

На наиболее ранней внутриальвеолярной ста-
 дии C_1 лежит в основании альвеолы DC_1 и не ви-
 ден с боковых сторон зубной кости (экз. ПИН,
 №№ 5807/261, 271; рис. 2а–2в). Судя по рентгено-
 графическим наблюдениям, минерализована
 лишь верхняя часть коронки этого зуба. На следу-
 ющей стадии клык имеет сформированное осно-
 вание коронки с задним выступом и короткий ко-
 рень, вершина коронки слегка возвышается над
 альвеолярным краем зубной кости (экз. ПИН,
 №№ 5807/67, 270).

У большинства экземпляров с непрорезавшими-
 ся зубами (например, экз. ПИН, №№ 5807/262,
 263; рис. 2г–2е) P_1 уже полностью функциональ-
 ный (хотя и не стертый) и имеет альвеолу с пол-
 ной (нерезорбированной) межкорневой перего-
 родкой; лишь на экз. ПИН, № 5807/78 межкорне-
 вая перегородка неполная, что указывает либо на
 недавнее прорезывание P_1 , либо на особенность
 его строения — сильно сближенные корни. Види-
 мо, передние премоляры (P^1 и P_1) незофонтид не



Рис. 1. *Nesophontes major* Arredondo, 1970, экз. ПИН, № 5807/269, фрагмент черепа молодой особи, передняя часть с вентральной стороны; Куба, пещера Эль-Аброн (слой VI); верхний плейстоцен.

имели смены (как у большинства плацентарных) и прорезывались в одно время с молярами.

На ранней стадии P_2 и P_4 были полностью скрыты в альвеолах, а функционировали DP_2 и DP_4 . От DP_2 сохранился только короткий задний корень, под которым находится талонид скрытого в альвеоле P_2 (экз. ПИН, № 5807/271; рис. 2в). Альвеолы переднего и заднего корней молочных премоляров широко расставлены, а вентральнее DP_2 и DP_4 располагаются минерализованные коронки сменяющих зубов. На экз. ПИН, № 5807/71 в сломе стенки альвеолы утраченного DP_4 виден участок эмали находящегося внутри челюсти зуба, который еще не прорезался с окклюзиальной стороны (рис. 2ж). Рентгенографическое и томографическое изучение показало наличие в этой области крупной полости с коронкой P_4 в стадии формирования.

На стадии резорбции межкорневых перегородок и раскрытия альвеол P_2 и P_4 имеют полностью сформированные коронки с параконидом и талонидом и короткие корни (экз. ПИН, №№ 5807/78, 261, 262, 264, 271; рис. 2е). Широкое раскрытие и частичная резорбция краев и перегородок альвеол P_2 и P_4 , свидетельствующие о незавершенном

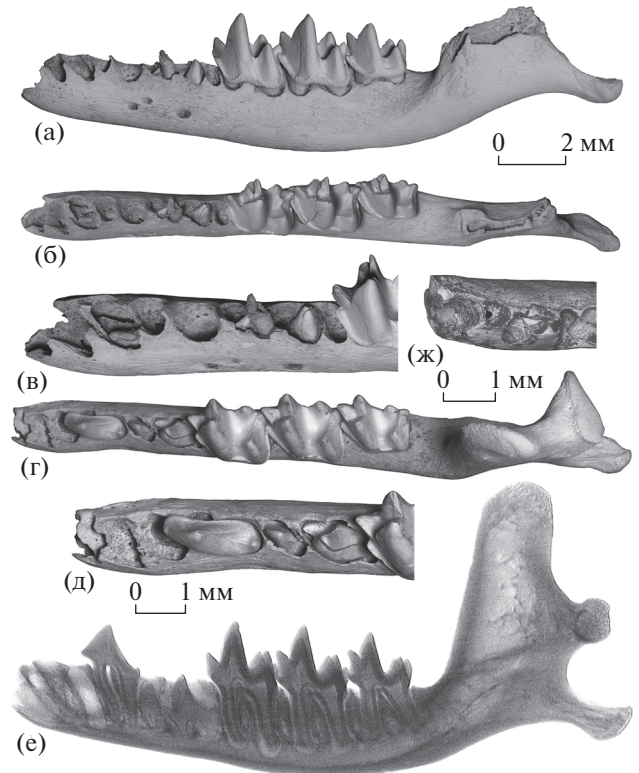


Рис. 2. *Nesophontes major* Arredondo, 1970: а–в – экз. ПИН, № 5807/271, левая нижнечелюстная кость с фрагментом DP_2 , M_1 – M_3 и непрорезавшимися I_3 , C_1 , P_2 и P_4 : а – с лабиальной стороны, б – с окклюзиальной стороны, в – передняя часть с окклюзиальной стороны с лингвальным наклоном; г–е – экз. ПИН, № 5807/262, левая нижнечелюстная кость с P_1 , M_1 – M_3 и непрорезавшимися P_2 и P_4 в альвеолах: г – с окклюзиальной стороны, д – передняя часть с окклюзиальной стороны, е – рентгенограмма с лабиальной стороны; ж – экз. ПИН, № 5807/71, передняя часть левой нижнечелюстной кости с непрорезавшимся P_4 с окклюзиальной стороны; Куба, пещера Эль-Аброн (а–в – слой VI; г–ж – слой VII); верхний плейстоцен.

процессе прорезывания зубов этих локусов, фиксируется у ряда экземпляров с апикально стертymi молярами, у которых P_2 – P_4 не сохранились (экз. ПИН, №№ 5807/67, 75, 77, 253, 270, 275).

На следующем этапе прорезывания P_4 приблизительно на треть высоты главного бугорка возвышается над альвеолярным краем зубной кости, тогда как P_2 полностью скрыт в альвеоле (экз. ПИН, № 5807/276). У P_4 , прорезавшегося над альвеолярным краем зубной кости примерно на половину высоты главного бугорка, корни приблизительно вдвое уступают по длине корням моляров (экз. ПИН, № 5807/263).

Среди остатков *Nesophontes micrus* представлены нижнечелюстные кости с резцами (I_1 , I_2 , I_3), клыком (C_1) и премолярами (P_2 , P_4) на разных стадиях прорезывания (табл. 2), а также один об-

Таблица 1. Размеры (в мм) нижней челюсти и зубов *Nesophontes major* Arredondo, 1970 из верхнего плейстоцена пещеры Эль-Аброн, Куба (обозначения: AL — альвеолярная длина; L — наибольшая длина; W — наибольшая ширина; D — высота горизонтальной ветви под M₂/M₃; HCP — высота венечного отростка; WAC — ширина суставного мыщелка)

Экземпляр ПИН, №	Длина зубных рядов и альвеол	Размеры зубов (L × W)	D	HCP	WAC
5807/67	L M ₁ –M ₃ : 6.6	M ₁ : 2.3 × 1.65; M ₂ : 2.3 × 1.7; M ₃ : 2.1 × 1.35	2.8	–	2.7
5807/71	AL M ₁ –M ₃ : 5.0	M ₃ : 2.0 × 1.4	2.6	–	2.6
5807/75	L M ₁ –M ₃ : 6.6	M ₁ : 2.4 × 1.6; M ₂ : 2.3 × 1.7; M ₃ : 2.2 × 1.45	2.7	6.4	2.6
5807/77	L M ₁ –M ₃ : 6.3	M ₁ : 2.2 × 1.55; M ₂ : 2.2 × 1.6; M ₃ : 2.0 × 1.35	2.7	–	2.5
5807/78	AL M ₁ –M ₃ : 6.0	M ₃ : 2.2 × 1.45	3.1	–	2.45
5807/253	L M ₁ –M ₃ : 5.9	M ₁ : 2.1 × 1.4; M ₂ : 2.1 × 1.5; M ₃ : 1.9 × 1.3	2.6	6.7	2.7
5807/254	AL M ₁ –M ₃ : 5.9	–	2.6	6.0	2.3
5807/261	AL M ₁ : 2.0	–	2.8	–	–
5807/262	L M ₁ –M ₃ : 6.7	P ₁ : 2.0 × 0.8; M ₁ : 2.4 × 1.55; M ₂ : 2.4 × 1.7; M ₃ : 2.1 × 1.45	2.8	6.5	2.7
5807/263	L M ₁ –M ₃ : 6.3	P ₁ : 2.0 × 0.8; M ₁ : 2.3 × 1.5; M ₂ : 2.3 × 1.6; M ₃ : 1.9 × 1.4	2.8	7.0	3.0
5807/264	AL M ₁ –M ₃ : 6.3	–	3.0	6.4	2.4
5807/270	L M ₁ –M ₃ : 6.4	M ₁ : 2.2 × 1.5; M ₂ : 2.2 × 1.6; M ₃ : 2.05 × 1.4	2.5	6.6	2.4
5807/271	L M ₁ –M ₃ : 6.0	M ₁ : 2.2 × 1.5; M ₂ : 2.3 × 1.55; M ₃ : 1.9 × 1.3	2.6	–	–
5807/275	L M ₁ –M ₃ : 6.15	P ₁ : 1.9 × 0.8; M ₁ : 2.2 × 1.5; M ₂ : 2.2 × 1.6; M ₃ : 1.95 × 1.4	2.6	6.3	–
5807/276	L M ₁ –M ₃ : 6.0	M ₃ : 1.9 × 1.4	2.6	6.2	2.5

Таблица 2. Размеры (в мм) нижней челюсти и зубов *Nesophontes micrus* Allen, 1917 из верхнего плейстоцена пещеры Эль-Аброн, Куба (обозначения см. табл. 1)

Экземпляр ПИН, №	Длина зубных рядов и альвеол	Размеры зубов (L × W)	D	HCP	WAC
5807/255	AL M ₁ : 1.7; AL M ₂ : 1.8	–	2.2	–	–
5807/260	L M ₁ –M ₃ : 6.0	DP ₄ : 1.6 × 0.75; M ₁ : 2.15 × 1.5; M ₂ : 2.05 × 1.5; M ₃ : 1.9 × 1.2	2.2	5.7	2.15
5807/265	AL M ₁ –M ₃ : 5.7	–	2.0	5.5	2.0
5807/266	AL M ₁ –M ₃ : 5.7	–	2.2	–	2.0
5807/267	L M ₁ –M ₃ : 5.9	M ₁ : 2.1 × 1.4; M ₂ : 2.0 × 1.45; M ₃ : 1.9 × 1.2	2.1	5.9	–
5807/272	L I ₁ –M ₃ : ~11.7; L M ₁ –M ₃ : 5.9	P ₁ : 1.6 × 0.6; M ₁ : 2.2 × 1.3; M ₂ : 2.1 × 1.4; M ₃ : 1.9 × 1.15	2.0	5.7	2.0
5807/273	L M ₁ –M ₃ : 5.9	M ₁ : 2.2 × 1.4; M ₂ : 2.1 × 1.45; M ₃ : 1.85 × 1.2	2.0	5.65	2.1
5807/277	AL M ₁ –M ₃ : 5.0; L M ₂ –M ₃ : 3.9	M ₂ : 2.2 × 1.4; M ₃ : 1.9 × 1.2	2.0	5.1	1.7

разец (экз. ПИН, № 5807/260) с DP₄ — это первая находка сохранившегося молочного предкоренного зуба у *Nesophontidae*, если не считать описанный выше фрагмент DP₂ *N. major*. DP₄ имеет широко расставленные корни (рис. 3а–3в) и характеризуется сравнительно низким и узким протоконидом и широким двухбугорковым талонидом (рис. 3б). Альвеолы P₂ и P₄ на начальной стадии раскрытия, над альвеолярным краем зубной кости возвышаются только вершины главных бугорков этих зубов, протоконид P₄ упирается в вентральную часть основания DP₄. Рентгеногра-

фия показала наличие сформированных коротких корней у P₂ и P₄ (рис. 3в).

На экз. ПИН, № 5807/272 (рис. 3г–3е) в глубине альвеолы переднего резца (DI₁) видна сравнительно широкая коронка I₁ с несформированным корнем (рис. 3е). Зуб полностью находится внутри альвеолы и компактно в нее вмещается, впереди него имеется небольшое пространство для корня DI₁. На этой стадии вершина C₁ немного возвышается над альвеолярным краем зубной кости (экз. ПИН, №№ 5807/265, 272, 273), его коронка не вполне сформирована, корень отсут-

ствует. P_1 крупный, узкий, с коротким талонидом, без следов стирания (рис. 3г, 3д). Его корни полностью сформированные, длинные, передний существенно тоньше заднего. Вершина P_2 не выступает из альвеолы, над его коронкой сохранилась перемычка верхней части межкорневой перегородки альвеолы DP_2 (рис. 3д). Вершина P_4 едва возвышается над альвеолярным краем зубной кости, альвеолы корней DP_4 широко расставлены.

На экз. ПИН, № 5807/267 (рис. 3ж, 3з) I_1 слегка выступает из альвеолы, имеет широкую коронку шпательевидной формы и, судя по рентгенографии, сравнительно короткий корень. Межкорневая стенка альвеолы P_2 резорбирована. P_4 в стадии прорезывания почти на половину высоты коронки выступает над альвеолярным краем зубной кости.

У экз. ПИН, № 5807/255 двухлопастная коронка I_2 лежит в основании альвеол, причем ее передняя лопасть располагается под альвеолами DI_1 и DI_2 , а задняя лопасть видна в сломе стенки альвеолы DI_3 . Двухлопастная коронка I_3 в глубине альвеолы DI_3 сохранилась на экз. ПИН, № 5807/266.

На экз. ПИН, № 5807/277 P_2 в стадии прорезывания развернут в альвеоле передней стороной вверх; вершина P_4 едва выступает над альвеолярным краем зубной кости.

Суммируя приведенные данные, можно отобразить набор одновременно функционирующих и находящихся в процессе смены зубов у *Nesophontes* рядом последовательных состояний. Для краткости при их характеристике ниже использованы оригинальные формулы зубной смены (DRF, dental replacement formula), в которых буквой "e" (erupting) перед символом зуба (I , C , P) обозначены зубы в состоянии прорезывания, частично показавшиеся над альвеолой (после выпадения молочного предшественника), а буквой "a" (alveolar) обозначены зубы, полностью или почти полностью скрытые в альвеолах, при фактическом или реконструированном наличии молочного предшественника; отсутствующие из-за состояния сохранности зубы в формулах пропущены (знак "-"); полностью прорезавшиеся функциональные зубы не имеют специального знака перед символами; моляры опущены, поскольку не имеют смены.

Для верхних зубов *N. major* известны два состояния: ---eC¹P¹eP²eP⁴ (экз. ПИН, № 5807/269) и I¹I²I³C¹P¹P²P⁴ (взрослые экземпляры). Для нижних зубных рядов фактически установлены следующие сочетания сменяющихся зубов: --aI₃aC₁-DP₂aP₂aP₄ (экз. ПИН, № 5807/271), ---aC₁-aP₂aP₄ (экз. ПИН, № 5807/261), ----P₁aP₂aP₄ (экз. ПИН, № 5807/262), ----aP₂aP₄ (экз. ПИН, № 5807/78),

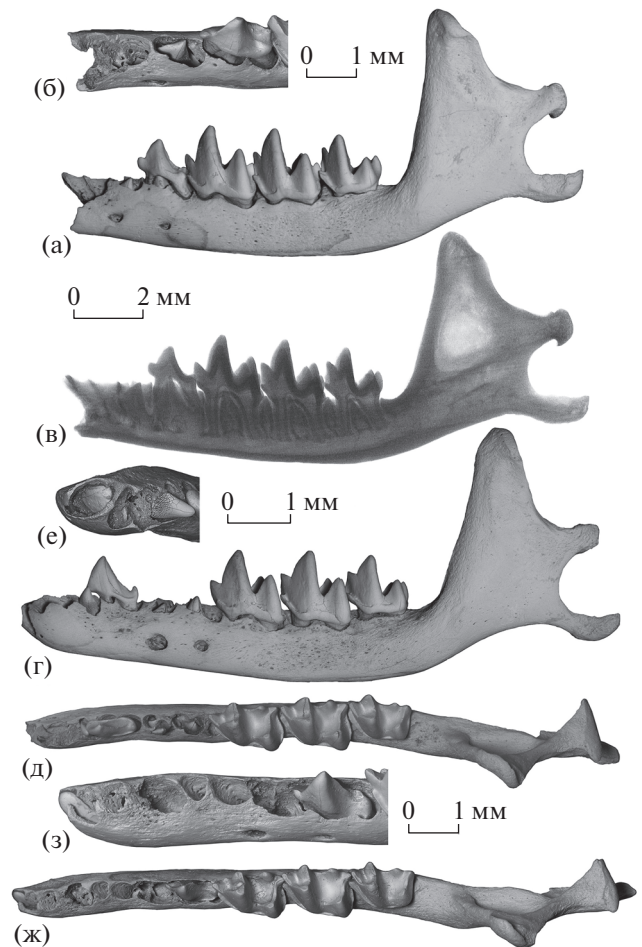


Рис. 3. *Nesophontes micrus* Allen, 1917: а–в – экз. ПИН, № 5807/260, левая нижнечелюстная кость с DP_4 – M_3 и непрорезавшимися P_2 и P_4 : а – с лабиальной стороны, б – передняя часть с окклюзионной стороны, в – рентгенограмма с лабиальной стороны; г–е – экз. ПИН, № 5807/272, левая нижнечелюстная кость с P_1 и M_1 – M_3 , с непрорезавшимися I_1 , C_1 , P_2 и P_4 : г – с лабиальной стороны, д – с окклюзионной стороны, е – передняя часть с передней стороны; ж, з – экз. ПИН, № 5807/267, левая нижнечелюстная кость с M_1 – M_3 и полупрорезавшимися I_1 и P_4 : ж – с окклюзионной стороны, з – передняя часть с окклюзионной стороны с лингвальным наклоном; Куба, пещера Эль-Аброн (а–в, ж, з – слой VII; г–е – слой VI); верхний плейстоцен.

----- DP_4aP_4 (экз. ПИН, № 5807/71), ---- P_1 -e P_4 (экз. ПИН, № 5807/263), ----a P_2 e P_4 (экз. ПИН, № 5807/276). Объединение этих данных позволяет реконструировать следующую последовательность состояний DRF: --aI₃aC₁P₁DP₂aP₂DP₄aP₄ → ---eC₁P₁aP₂eP₄ → I₁I₂I₃C₁P₁P₂P₄ (у взрослых экземпляров).

Для нижних зубных рядов *N. micrus* фактически установлены следующие сочетания зубов: aI₁--aC₁P₁aP₂aP₄ (экз. ПИН, № 5807/272), -aI₂-aC₁--- (экз. ПИН, № 5807/255), --aI₃--aP₂aP₄ (экз. ПИН,

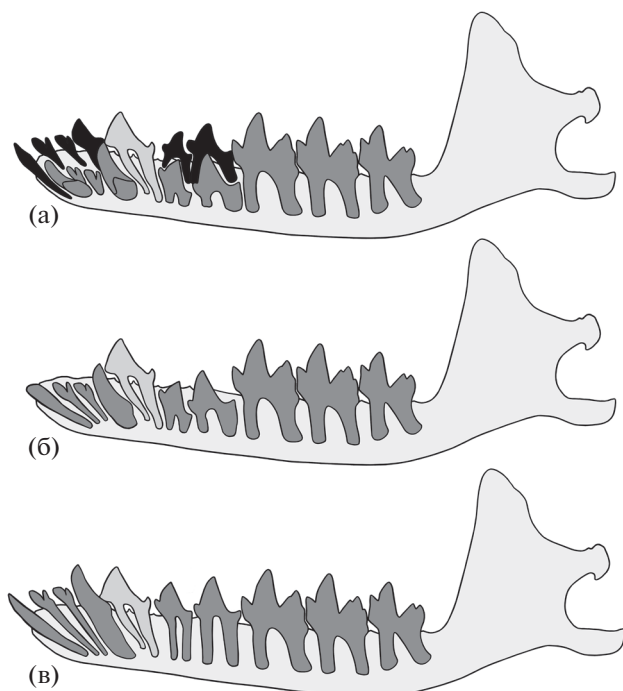


Рис. 4. Схема основных стадий смены нижних зубов у *Nesophontes* (полный левый зубной ряд с лабиальной стороны): а — стадия молочных зубов и моляров ($DI_1aI_1DI_2aI_2DI_3aI_3DC_1aC_1P_1DP_2aP_2DP_4aP_4M_1M_2M_3$); б — стадия прорезывания передних зубов ($eI_1eI_2eI_3eC_1P_1eP_2eP_4M_1M_2M_3$); в — взрослая стадия ($I_1I_2I_3C_1P_1P_2P_4M_1M_2M_3$). Черным цветом обозначены молочные зубы, темно-серым — постоянные зубы, светло-серым — передний премоляр с одной установленной сменой.

№ 5807/266), ----- $aP_2DP_4aP_4$ (экз. ПИН, № 5807/260), ----- aP_2aP_4 (экз. ПИН, № 5807/277), eI_1 ----- eP_4 (экз. ПИН, № 5807/267). Синтез этих данных позволяет реконструировать следующую последовательность состояний DRF: $aI_1aI_2aI_3aC_1P_1DP_2aP_2DP_4aP_4 \rightarrow eI_1$ ----- $eP_4 \rightarrow I_1I_2I_3C_1P_1P_2P_4$.

В итоге для изученных видов *Nesophontes* можно реконструировать следующую последовательность основных стадий прорезывания и смены нижних зубов и состояний DRF (с учетом моляров): $DI_1aI_1DI_2aI_2DI_3aI_3DC_1aC_1P_1DP_2aP_2DP_4aP_4M_1M_2M_3$ (рис. 4а) $\rightarrow eI_1eI_2eI_3eC_1P_1eP_2eP_4M_1M_2M_3$ (рис. 4б) $\rightarrow I_1I_2I_3C_1P_1P_2P_4M_1M_2M_3$ (рис. 4в). Предполагаемая последовательность прорезывания клыка и премоляров — P_1, C_1, P_4, P_2 .

Судя по изученным материалам, после завершения смены зубов рост животных продолжался. Последующие изменения в строении передней части зубного аппарата незофонтов, включающие формирование заметных межзубных проме-

жутков в ряду премоляров, были связаны с удлинением челюстей.

Итак, у незофонтид в молочной зубной смене представлены резцы, клыки и премоляры. В онтогенезе смена всех этих зубов (кроме P_1) происходила после прорезывания моляров, но до достижения животным взрослых размеров. Таким образом, по характеру процесса зубной смены незофонтиды существенно отличаются от большинства представителей *Lipotyphla* и сближаются с *Solenodontidae* [см. 10, 13, 14].

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит доктора Ф.М. Гонсалеса Бермудеса и К.А. Мендеса Гарсия (Министерство науки, технологии и окружающей среды Республики Куба, СИТМА) за организационную помощь и дружескую поддержку, Э. Перес Лоренсо (Национальный музей естественной истории Кубы), Н.В. Зеленкова, А.К. Агаджаняна (ПИН) и всех сотрудников СРКПЭ — за участие в экспедиции 2019 г., А.В. Пахневича и Р.А. Ракитова (ПИН) — за техническую помощь в проведении томографии и подготовке фотографий на СЭМ.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Исследование проведено в рамках работ Совместной российско-кубинской палеонтологической экспедиции при частичной поддержке гранта РФФИ и СИТМА № 18-54-34004 “Позднечетвертичные позвоночные Кубы: реликтовые фауны на пороге голоценового вымирания”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *MacPhee R.D.E., Flemming C., Lunde D.P.* “Last occurrence” of the Antillean insectivoran *Nesophontes*: new radiometric dates and their interpretation // *American Museum Novitates*. 1999. № 3261. P. 1–20.
2. *Orihuela J., Vinola L.W., Jiménez Vásquez O., et al.* Assessing the role of humans in Greater Antillean land vertebrate extinctions: new insights from Cuba // *Quaternary Science Reviews*. 2020. V. 249: 106597.
3. *Condís Fernández M.M., Jiménez Vásquez O., Arredondo C.* Revisión taxonómica del género *Nesophontes* (Insectivora: Nesophontidae) en Cuba: análisis de los caracteres diagnóstico // *Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears*. 2005. № 12. P. 95–100.
4. *Rzebiak-Kowalska B., Wołoszyn B.W.* New data on *Nesophontes* subfossil populations from Cuba and Isla de la Juventud (Cuba) // *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*. 2012. V. 263. № 2. P. 155–166.
5. *Morgan G.S., MacPhee R.D.E., Woods R., Turvey S.T.* Late Quaternary fossil mammals from the Cayman Islands, West Indies // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 2019. № 428. P. 1–79.

6. Buckley M., Harvey V.L., Orihuela J., et al. Collagen sequence analysis reveals evolutionary history of extinct West Indies *Nesophontes* (island-shrews) // *Molecular Biology and Evolution*. 2020. V. 37. № 10. P. 2931–2943.
7. Woods R., Turvey S.T., Brace S., et al. Rapid size change associated with intra-island evolutionary radiation in extinct Caribbean “island-shrews” // *BMC Evolutionary Biology*. 2020. V. 20. № 106. P. 1–12.
8. Silva Taboada G., Suárez Duque W., Díaz Franco S. Compendio de los mamíferos terrestres autóctonos de Cuba vivientes y extinguidos. La Habana: Museo Nacional de Historia Natural, 2007.
9. Anthony H.E. Mammals of Porto Rico, living and extinct. Chiroptera and Insectivora. In: *Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Islands*. New York: New York Acad., 1927. V. 9, Pt. 1. P. 140–149.
10. McDowell S.B. The Greater Antillean insectivores // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1958. № 115. P. 113–214.
11. Suárez W., Díaz-Franco S. A new fossil bat (Chiroptera: Phyllostomidae) from a Quaternary cave deposit in Cuba // *Caribbean Journal of Science*. 2003. V. 39. № 3. P. 371–377.
12. Turvey S.T. Evolution of non-homologous venom delivery systems in West Indian insectivores? // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2010. V. 30. № 4. P. 1294–1299.
13. Orihuela J. Endocranial morphology of the extinct Antillean shrew *Nesophontes* (Lipotyphla: Nesophontidae) from natural and digital endocasts of Cuban taxa // *Palaentologia Electronica*. 2014. V. 17. № 2. P. 1–21.
14. Brace S., Thomas J.A., Dalén L., et al. Evolutionary history of the Nesophontidae, the last unplaced Recent mammal family // *Molecular Biology and Evolution*. 2016. V. 33. № 12. P. 3095–3103.

DENTAL REPLACEMENT IN NESOPHONTIDAE (LIPOTYPHLA, MAMMALIA) FROM THE PLEISTOCENE OF CUBA

Academician of the RAS A. V. Lopatin[#]

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

[#]*e-mail: alop@paleo.ru*

The presence of deciduous premolars and erupting C¹, P², P⁴, I₁, I₂, I₃, P₂ and P₄ in Nesophontidae is established for the first time on the remains of *Nesophontes major* Arredondo, 1970, and *N. micrus* Allen, 1917 from El Abrón Cave (Republic of Cuba, Pinar del Río Province, Late Pleistocene). During ontogenesis, the replacement of teeth (except P¹ and P₁) occurred after the molar eruption, but before the animal reached adult size. By the dental replacement pattern nesophontids differ from most members of Lipotyphla and are close to Solenodontidae.

Keywords: *Nesophontes*, Nesophontidae, deciduous premolars, dental replacement, Late Pleistocene, Cuba