

УДК 569:551.763.1(517)

ПРЯМОЕ СВИДЕТЕЛЬСТВО СМЕНЫ МОЛЯРИФОРМНЫХ ЗУБОВ У *GOBICONODON BORISSIAKI* (GOBICONODONTIDAE, MAMMALIA) ИЗ РАННЕГО МЕЛА МОНГОЛИИ

© 2022 г. Академик РАН А. В. Лопатин^{1,*}

Поступило 21.01.2022 г.

После доработки 15.02.2022 г.

Принято к публикации 15.02.2022 г.

Из раннемелового местонахождения Зун-Ховур в Монголии (аймак Уверхангай, сомон Гучин-Ус) описан фрагмент верхнечелюстной кости эутриконодонта *Gobiconodon borissiaki* Trofimov, 1978 (Gobiconodontidae), демонстрирующий второй моляриформный зуб третьей генерации M^2RR в стадии прорезывания при наличии почти нестертого M^4R и альвеол M^3R и M^5 . Это первое прямое свидетельство смены моляриформных зубов у *Gobiconodon* из раннего мела Монголии. Томографическое изучение образца показало отсутствие минерализованных закладок других зубов.

Ключевые слова: *Gobiconodon borissiaki*, Gobiconodontidae, эутриконодонты, мезозойские млекопитающие, смена моляриформных зубов, ранний мел, Монголия

DOI: 10.31857/S2686738922030052

Гобиконодонтиды — плотоядные млекопитающие из группы эутриконодонтов, широко распространенные в раннемеловую эпоху в Евразии и Северной Америке [1–3]. Для Gobiconodontidae установлено наличие смены коренных (моляриформных) зубов, несвойственной для класса Mammalia [1, 4–6].

Прямые наблюдения полупрорезавшихся (erupting) или целиком находящихся внутри альвеолярных полостей непрорезавшихся (cryptic) нижних моляриформных зубов *Gobiconodon ostromi* Jenkins et Schaff, 1988 из раннего мела Северной Америки показали, что этот вид имел больше одной генерации моляриформных зубов [4]. Аналогичные свидетельства были получены для верхних и нижних зубных рядов *Spinolestes xenarthrosus* Martin et al., 2015 из раннего мела Испании [6]. У *Gobiconodon borissiaki* Trofimov, 1978 и *G. hoburensis* (Trofimov, 1978) из раннего мела Монголии — первых описанных представителей группы [7] — факт смены моляриформных зубов не был непосредственно зафиксирован (в том числе при рентгенографическом изучении), но презюмировался по различиям в степени стирания зубов соседних локусов [1, 4, 5].

Проведенное нами ранее [1] изучение возрастной изменчивости зубной системы гобиконодонтид из местонахождения Ховур (Höövör, Khovoor) позволило установить, что *Gobiconodon hoburensis* имел две генерации нижних моляриформных зубов (пять зубов в первой генерации и четыре во второй, т.е. M_1 – M_5 и M_1R – M_4R), а более крупный *G. borissiaki* — три генерации (по пять зубов в первой и второй генерациях, два зуба в третьей генерации, т.е. M_1 – M_5 , M_1R – M_5R и M_1RR – M_2RR). У еще более крупного (реконструированная [4] масса тела около 2 кг) *G. ostromi* в третьей генерации было три нижних моляриформных зуба (M_1RR – M_3RR). Зубы разных генераций на определенных этапах онтогенеза функционировали одновременно, на наиболее поздней стадии моляриформный ряд зубов у *G. hoburensis* включал M_1R – M_4R и M_5 , у *G. borissiaki* — M_1RR – M_2RR и M_3R – M_5R , у *G. ostromi* — M_1RR – M_3RR и M_4R – M_5R .

В настоящей статье описан фрагмент верхнечелюстной кости *G. borissiaki*, демонстрирующий наличие второго моляриформного зуба в стадии прорезывания. Это первое прямое свидетельство смены моляриформных зубов у *Gobiconodon* из раннего мела Монголии. Образец (экз. ПИН, № 5593/30) происходит из местонахождения Зун-Ховур (Zuun-Höövör, Zun-Khovoor) в Гучинской впадине Северной Гоби (сомон Гучин-Ус, аймак Уверхангай, 45°21'41" с.ш., 102°34'35" в.д.; хухтыкская свита, апт-альб) [8, 9]; он был найден в 2019 г. в

¹ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка
Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: alop@paleo.ru



Рис. 1. *Gobiconodon borissiaki* Trofimov, 1978, экз. ПИН, № 5593/30, фрагмент левой верхнечелюстной кости с M^2RR в стадии прорезывания, функциональным M^4R и альвеолами C^1 , P^1 , P^2 , M^1RR , M^3R и M^5 : а – с окклюзионной стороны, б – с лабиальной стороны; местонахождение Зун-Ховур, Монголия; хухтыкская свита, нижний мел.

ходе работ Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции (СРМПЭ), хранится в коллекции Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), Москва.

Фрагмент верхнечелюстной кости (экз. ПИН, № 5593/30) имеет низкий в основании скуловой отросток; передний край корня скулового отростка находится над передней частью локуса M^4 , задний край – за локусом M^5 . Крупное переднее подглазничное отверстие расположено над локусом M^1 , более мелкое заднее подглазничное отверстие – над задней альвеолой локуса M^2 . На поверхности небного отростка верхнечелюстной кости вблизи передней части зубного ряда (до уровня локуса M^1 включительно) имеются несколько крупных и мелких отверстий. Лингвальное ряда моляриформных зубов располагаются четыре глубокие и обширные небные впадины; особенно крупные впадины локализованы на уровне промежутков между зубами локусов M^2 – M^3 , M^3 – M^4 и M^4 – M^5 .

На экз. ПИН, № 5593/30 сохранились альвеолы трех передних зубов: однокорневых C^1 и P^1 и крупного двухкорневого P^2 [см. 10]. В моляриформном ряду представлены альвеолы локусов M^1 , M^3 и M^5 , коронка зуба в состоянии прорезы-

вания в локусе M^2 и почти нестертый функциональный зуб в локусе M^4 (рис. 1).

Последний верхний моляриформный зуб M^5 у *G. borissiaki* в нестертом состоянии функционировал одновременно с нестертым M^2R и сильно стертыми M^3 – M^4 [5, рис. 1А, 1В]. Присутствие нестертых, слабо или умеренно стертых крупных моляриформных зубов в третьем и четвертом локусах при наличии M^5 (или его полностью сформированных альвеол) указывает на их принадлежность ко второй генерации – M^3R – M^4R ; по размерам зубы этой генерации существенно превосходили своих предшественников [1, табл. 3: экз. ПИН, № 3101/20]. Аналогично, последний нижний моляриформный зуб M_5 у *G. borissiaki* прорезывался при сильно стертых M_2R и M_3 – M_4 и затем функционировал одновременно с M_1RR – M_2RR и M_3R – M_4R [1].

Исходя из этих данных, онтогенетические признаки зубов, сохранившихся на экз. ПИН, № 5593/30, позволяют определить их принадлежность к конкретным зубным генерациям. Почти нестертый крупный моляриформный зуб в предпоследнем локусе при наличии альвеол M^5 должен идентифицироваться как M^4R (четвертый верхний моляриформный зуб второй генерации). Соответственно, полупрорезавшийся моляри-

формный зуб – это M^2RR (второй верхний моляриформный зуб третьей генерации), а пустые альвеолы остальных моляриформных зубов принадлежат M^1RR и M^3R .

Судя по длине альвеол, M^1RR – самый короткий зуб в ряду моляриформных зубов, тогда как M^2RR – самый длинный. M^2RR крупнее известных M^2R [1, табл. 3] и имеет лучше выраженный эктофлексус. Три главных бугорка расположены в один продольный ряд, центральный бугорок А намного массивнее и выше переднего бугорка В и заднего бугорка С, а бугорок В существенно ниже бугорка С. Цингулюм широкий, хорошо выраженные мелкие цингулярные бугорки располагаются в его антеролабиальной части, а также на лабиальной и лингвальной сторонах на уровне пережима между бугорками А и С.

M^4R поперечно расширенный, с хорошо развитыми цингулярными бугорками Е и D, выступающими соответственно антеролабиально и постеролабиально. Лабиальная сторона в середине резко вогнута, эктофлексус глубокий. Лингвальная сторона значительно, но плавно вогнута на уровне вершины центрального бугорка. Передний и задний бугорки заметно смещены лабиально по отношению к центральному бугорку. Центральный бугорок А примерно в полтора раза шире и выше бугорков В и С, последние два приблизительно одинаковой высоты и ширины, но при этом бугорок В несколько уступает бугорку С по длине. Цингулюм широкий, хорошо выражены лингвальные цингулярные бугорки. Зуб почти нестертый, очень слабое апикальное стирание затронуло вершины главных бугорков и три самых крупных лингвальных цингулярных бугорка, передний из которых расположен в антеролингвальной части цингулюма, второй выступает сразу за ним на уровне задней части бугорка В, а третий находится на уровне передней части бугорка С.

Альвеолы M^5 располагаются в основании корня скуловой дуги, сильно вытянуты поперечно.

Размеры экз. ПИН, № 5593/30 (L – длина, W – ширина, в мм): M^2RR : L – 2.75; W – 1.6; M^4R : L – 2.55; W – 2.1; альвеолярная длина M^1RR – M^5 – 10.7.

Томографическое изучение образца, проведенное на рентгеновском микротомографе NeoScan N80 в ПИН, показало отсутствие минерализованных зубных закладок внутри альвеол M^3R , M^4R , M^5 и других зубов (рис. 2). Корни полупрорезавшегося M^2RR не полностью сформированные, короткие (вдвое короче, чем у M^4R), с крупными пульпарными каналами, широко открытыми терминально. Концы корней M^4R без следов резорбции, корневые каналы узкие. В альвеолах M^3R и M^4R костная ткань между корнями

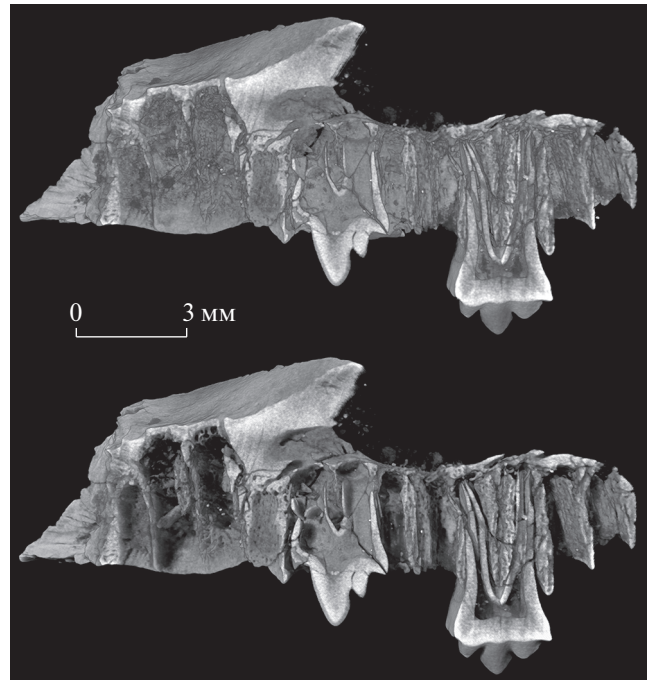


Рис. 2. *Gobiconodon borissiakii* Trofimov, 1978, экз. ПИН, № 5593/30, фрагмент левой верхнечелюстной кости с лабиальной стороны, томограмма с различными эффектами освещения; местонахождение Зун-Ховур, Монголия; хухтыкская свита, нижний мел.

плотная, без полостей и крупных пустот, что указывает на отсутствие зачатков замещающих зубов.

Наличие M^2RR и отсутствие замещающих зубов в локусах M^3R – M^4R соответствуют установленному для *G. borissiakii* числу нижних зубов второй и третьей генераций (M_1R – M_5R и M_1RR – M_2RR) [1]. Отсутствие зубной закладки в локусе M^5 может быть связано с более поздним прорезыванием M^5R , аналогично нижнему зубному ряду, где M_5R функционировал одновременно со стертыми M_1RR – M_2RR и M_3R – M_4R [1, 10].

Характерные для *Spinolestes* особенности смены верхних моляриформных зубов (медиальное замещение зубов, более раннее прорезывание замещающего зуба в локусе M^2 по сравнению с соседними зубами той же генерации) [6] у изученного экземпляра *Gobiconodon borissiakii* не отмечены.

Дифиодонтная зубная система с двумя генерациями резцов, клыков и премоляров и единственной генерацией моляриформных зубов – один из важнейших реперных признаков класса Mammalia. Поэтому открытие смены моляриформных зубов у *Gobiconodon* поначалу произвело ошеломляющее впечатление на исследователей [4]. Однако возврат к множественной, полифиодонтной (точнее, олигофиодонтной, финализированной на

взрослой стадии, см. [11, 12]), смене моляриформных зубов не является чем-то совершенно экстраординарным в свете современного понимания эпигенетических механизмов. У амниот с полифиодонтной зубной сменой эпителиальная зубная пластинка присутствует на протяжении всей жизни и содержит стволовые клетки, необходимые для формирования зубов новых генераций [13]. У млекопитающих после формирования второй (постоянной) генерации зубов зубная пластинка деградирует в результате действия сложного механизма, включающего комбинацию миграции и трансформации клеток и апоптоза [13]. Этот механизм контролируется небольшим числом генов, сбой в работе которых способен привести к возобновлению множественной смены моляриформных зубов (пример см. [14]). Отверстия на лингвальной стороне межкорневых перегородок в альвеолах моляриформных зубов раннемеловых гобиконодонтид были ранее интерпретированы нами как ямки для эпидермальных тяжей, соединяющих зубные пластинки с растущими эмалевыми колпачками зачатков замещающих зубов [15].

Нами предполагается [1], что возврат к несвойственной для млекопитающих многократной смене коренных зубов был важной эволюционной адаптацией гобиконодонтид, позволявшей им долго расти, достигать относительно крупных размеров, охотиться на соответствующую по величине добычу и защищаться от других хищников.

Помимо гобиконодонтид, смена моляриформных зубов (по меньшей мере, две генерации) обнаружена у раннеюрского рода *Sinoconodon*, рассматриваемого как сестринский таксон по отношению к прочим млекопитающим [16]. Кроме того, на основании дифференцированного стирания (значительных различий в степени стирания соседних зубов) смена моляриформных зубов предполагается для морганукодонтов *Megazostrodon* [17] и *Morganucodon* [12] и раннемелового представителя амфидонтид *Acinacodus* [18].

Основные возражения против возможности смены моляриформных зубов у мезозойских млекопитающих (за исключением *Gobiconodontidae* и *Sinoconodon*) связаны с отсутствием находок образцов с сохранившимися зубами в состоянии смены. Однако такие экземпляры и должны встречаться очень редко, так как смена зубов происходила достаточно быстро, а зубные закладки могли сохраниться лишь на стадии их полной минерализации (как у *Gobiconodon ostromi* [4], *Spinolestes xenarthrosus* [6] и описанного выше экземпляра *G. borissiakii*). Тем не менее зубная смена в локусе M¹ зафиксирована у симметродонта *Kiyatherium* из раннего мела Западной Сибири [19]; возможно, смена первого

моляриформного зуба была общей чертой всех базальных трехнотериев [см. 1].

Таким образом, смена моляриформных зубов может быть более распространенным явлением среди мезозойских млекопитающих, чем обычно считается.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен сотрудникам СРМПЭ К.К. Тарасенко, К.Ю. Еськову, А.А. Лозовскому, С.А. Харитонову (ПИН), Б. Баярмаа, С. Баасанхуу (Институт палеонтологии Монгольской академии наук, Улан-Батор, Монголия) за участие в сборах материалов в местонахождении Зун-Ховур в 2019 г., а также С.В. Багирову и Р.А. Ракитову (ПИН) за помощь в подготовке иллюстраций.

ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа поддержана грантом в области науки в форме субсидий из федерального бюджета на обеспечение проведения научных исследований российскими научными организациями и (или) образовательными организациями высшего образования совместно с организациями стран СНГ и Монголии, в рамках обеспечения реализации программы двух- и многостороннего научно-технологического взаимодействия (госконтракт № 13.2251.21.0029, проект “Высшие позвоночные позднего мезозоя и кайнозоя Монголии”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Lopatin A.V., Averianov A.O. *Gobiconodon* (Mammalia) from the Early Cretaceous of Mongolia and revision of *Gobiconodontidae* // Journal of Mammalian Evolution. 2015. V. 22. № 1. P. 17–43.
2. Kusuhashi N., Wang Y.-Q., Li C.-K., Jin X. Two new species of *Gobiconodon* (Mammalia, Eutriconodonta, *Gobiconodontidae*) from the Lower Cretaceous Shahaï and Fuxin formations, northeastern China // Historical Biology. 2016. V. 28. № 1–2. P. 14–26.
3. Kusuhashi N., Wang Y.-Q., Li C.-K., Jin X. New gobicodontid (Eutriconodonta, Mammalia) from the Lower Cretaceous Shahaï and Fuxin formations, Liaoning, China // Vertebrata Palasiatica. 2020. V. 58. № 1. P. 45–66.
4. Jenkins F.A., Schaff C.R. The Early Cretaceous mammal *Gobiconodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Cloverly Formation in Montana // Journal of Vertebrate Paleontology. 1988. V. 8. № 1. P. 1–24.
5. Kielan-Jaworowska Z., Dashzeveg D. Early Cretaceous amphilestid (‘triconodont’) mammals from Mongolia // Acta Palaeontologica Polonica. 1998. V. 43. № 3. P. 413–438.
6. Martin T., Marugán-Lobón J., Vulliamy R. et al. A Cretaceous eutriconodont and integument evolution in early mammals // Nature. 2015. V. 526. № 7573. P. 380–384.

7. Трофимов Б.А. Первые триконодонты (Mammalia, Triconodonta) из Монголии // Доклады Академии наук СССР. 1978. Т. 243. № 1. С. 213–216.
8. Лопатин А.В., Бадамгарав Д. Новое местонахождение раннемеловых млекопитающих Зун-Ховур (Уверхангай, Монголия) // Доклады Академии наук. 2013. Т. 453. № 4. С. 413–415.
9. Лопатин А.В. Следы зубов млекопитающих на кости эутриконодонта *Gobiconodon borissiaki* (Mammalia, Gobiconodontidae) из нижнего мела Монголии // Доклады Российской академии наук. Науки о Земле. 2022. Т. 502. № 1. С. 22–25.
10. Лопатин А.В. Раннемеловые млекопитающие из местонахождений Хамрын-Ус и Шалан-Ихэр в Монголии // Доклады Академии наук. 2017. Т. 477. № 1. С. 113–117.
11. Smith H.V. Evolutionary lines in tooth attachment and replacement in reptiles: their possible significance in mammalian dentition // Transactions of the Kansas Academy of Science. 1958. V. 61. № 2. P. 216–225.
12. Luo Z.-X., Kielan-Jaworowska Z., Cifelli R.L. Evolution of dental replacement in mammals // Bulletin of Carnegie Museum of Natural History. 2004. № 36. P. 159–175.
13. Whitlock J.A., Richman J.M. Biology of tooth replacement in amniotes // International Journal of Oral Science. 2013. V. 5. № 2. P. 66–70.
14. Малыгин В.М., Лыков Е.Ю., Каландадзе Н.Н. Сходство аномалий в зубной системе лисицы (*Vulpes vulpes*) с зубами териодонта двинии (*Dvinia prima*) // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание (IX съезд Териологического общества при РАН). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 296.
15. Averianov A.O., Skutschas P.P., Lopatin A.V. et al. Early Cretaceous mammals from Bol'shoi Kemchug 3 locality in West Siberia, Russia // Russian Journal of Theriology. 2005. V. 4. № 1. P. 1–12.
16. Crompton A.W., Luo Z.-X. Relationships of the Liassic mammals *Sinoconodon*, *Morganucodon oehleri*, and *Dinnetherium* // Szalay F.S., Novacek M.J., McKenna M.C., eds. Mammal phylogeny: Mesozoic differentiation, multituberculates, monotremes, early therians, and marsupials. New York: Springer, 1993. P. 30–44.
17. Gow C.E. A new skull of *Megazostrodon* (Mammalia, Triconodonta) from the Elliot Formation (Lower Jurassic) of southern Africa // Palaeontologia Africana. 1986. V. 26. № 2. P. 13–23.
18. Лопатин А.В., Мащенко Е.Н., Аверьянов А.О. Новый род триконодонтных млекопитающих из раннего мела Западной Сибири // Доклады Академии наук. 2010. Т. 433. № 6. С. 846–849.
19. Лопатин А.В., Аверьянов А.О., Мащенко Е.Н., Лецинский С.В. Раннемеловые млекопитающие Западной Сибири. 3. Zhangheotheriidae // Палеонтологический журнал. 2010. № 5. С. 90–98.

DIRECT EVIDENCE OF THE MOLARIFORM TOOTH REPLACEMENT IN *GOBICONODON BORISSIAKI* (GOBICONODONTIDAE, MAMMALIA) FROM THE EARLY CRETACEOUS OF MONGOLIA

Academician of the RAS A. V. Lopatin^{a, #}

^a *Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

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

The maxillary fragment of eutricodontan *Gobiconodon borissiaki* Trofimov, 1978 (Gobiconodontidae) is described from the Early Cretaceous Zuun-Höövör locality in Mongolia (Övörkhangaï aimag, Guchin-Uс sum). It demonstrates erupting M²RR (second molariform tooth of the third generation) along with the presence of the almost unworn M⁴R and alveoli of M³R and M⁵. This is the first direct evidence of the molariform tooth replacement in *Gobiconodon* from the Early Cretaceous of Mongolia. The CT study of the specimen revealed the absence of mineralized germs of other teeth.

Keywords: *Gobiconodon borissiaki*, Gobiconodontidae, eutricodontans, Mesozoic mammals, molariform tooth replacement, Early Cretaceous, Mongolia